Vergleichend-anatomische und funktionsanalytische Untersuchungen an den Kiefer- und Kiemenapparaten der räuberischen Knochenfische *Aphanopus* und *Merluccius*

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Hartmut Joppien
aus Berlin

1970

1. Referent: Professor Dr. K. Günther
2. Referent: Professor Dr. G. Kümmel
Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1969
Tag der Promotion: 16. März 1970

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 188
Veröffentlicht 1970 in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 16, Heft 2 - 3
Verlag: Duncker & Humblot, Berlin 41

(Aus dem Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin,
Direktoren: G. Kümmel, K. Günther
und aus dem Museu Municipal do Funchal/Madeira,
Direktor: G. E. Maul)

Vergleichend-anatomische und funktionsanalytische Untersuchungen an den Kiefer- und Kiemenapparaten der räuberischen Knochenfische *Aphanopus* und *Merluccius**

Von Hartmut Joppien

(Mit 34 Abbildungen)

Eingegangen am 20. Juni 1970

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung ... 264
2. Material und Methodik ... 267
3. Zur Topographie des Syncraniums von *Aphanopus carbo* ... 268
3.1 Zur Osteologie ... 268
3.11 Das Neurocranium ... 268
3.12 Der Circumorbitalring ... 273
3.13 Das Viscerocranium ... 275
3.131 Der Oberkiefer ... 275
3.132 Der Unterkiefer und das Unterkiefergelenk ... 278
3.133 Das Suspensorium ... 280
3.134 Die Opercularia ... 283
3.135 Der Ceratohyalhebel und das Interhyale ... 284
3.136 Zunge, Urohyale und Kiemenkorb ... 286
3.137 Der Schultergürtel ... 291
3.2 Zur Myologie ... 293
3.21 Die Muskulatur des Kieferbogens ... 293
3.22 Die Muskulatur des Hyoidbogens ... 299
3.23 Die Muskulatur des Kiemenkorbes ... 301
3.231 Die dorsalen Kiemenbogenmuskeln ... 301
3.232 Die ventralen Kiemenbogenmuskeln ... 305
3.24 Der Musculus sternohyoideus ... 307
4. Zur Lebensweise von *Aphanopus carbo* ... 308
5. Zur Funktionsanalyse des Viscerocraniums von *Aphanopus carbo* ... 311
6. Zur Topographie des Syncraniums von *Merluccius merluccius* ... 324
6.1 Zur Osteologie ... 325
6.11 Das Neurocranium ... 325
6.12 Der Circumorbitalring ... 330
6.13 Das Viscerocranium ... 331
6.131 Die Kiefer ... 331
6.132 Das Suspensorium ... 340
6.133 Die Opercularia ... 343
6.134 Der Ceratohyalhebel und das Interhyale ... 344
6.135 Zunge, Kiemenkorb und Urohyale ... 345
6.136 Der Schultergürtel ... 348
6.2 Zur Myologie ... 349

* D 188 (für den Abdruck leicht gekürzt).

7. Zur Lebensweise von *Merluccius merluccius* 349
8. Zur Funktionsanalyse des Viscerocraniums von *Merluccius merluccius* 352
9. Vergleichende funktionelle Betrachtung der Viscerocranien von *Aphanopus carbo* und *Merluccius merluccius* 361
10. Zusammenfassung der Ergebnisse 372
11. Literaturverzeichnis 374
12. Abkürzungsverzeichnis 379

1. Einleitung

Das Wesen und die Aufgabenstellung der funktionell-anatomischen Analyse sowie ihre Grundlegung in morphologischen und anatomischen Ergebnissen, aber auch ihre Abgrenzung von den Fragestellungen der reinen und vergleichenden Morphologie und Anatomie, sind zuletzt von Günther und Deckert (1953), Kampf (1961) und Thiele (1963) behandelt worden. Zum Grundsätzlichen äußerte sich vor allem Petersen (1914).

So wie funktionell-anatomische Arbeiten erst in jüngerer Zeit vermehrt einsetzten, wurde auch erst dann das Teleosteer-Syncranium zum Objekt solcher Betrachtung.

Im folgenden soll nun die begründende Problematik kurz referiert werden, jedoch so bemessen, daß im Fortgange der hier vorgelegten Arbeit längere Ausführungen dazu nicht mehr erfolgen müssen.

Das Teleosteer-Syncranium wirkt als hochkomplexer (Marinelli, 1936; Gaupp, 1906) Vorderpol eines Schwimmkörpers (Petersen, 1914), außer in weiteren Funktionen (Portmann, 1965), auch in den Funktionskreisen der Atmungs- und Nahrungserwerbsbewegungen. Von erheblichem Interesse ist nun die phylogenetische Adaptiogenese des Kiefer- und Kieferaufhängeapparates für die beiden letztgenannten Funktionskreise (Hofer, 1945; Günther, 1953, 1962; Kampf, 1961); denn das grundsätzlich einheitlich gebaute Teleosteer-Syncranium ist von erstaunlicher Strukturvarianz (Gregory, 1933; Günther, 1953), die auch die Spezialisationsgrundlage für die immer wieder anders erreichten konstruktiven Lösungen der Techniken des Nahrungserwerbes darstellt (Günther, 1962). Da sich der Nahrungserwerbsapparat aus branchialen Elementen herausdifferenziert hat, besteht für die viscerocranialen Strukturen immer eine Ambivalenz hinsichtlich ihrer Funktion in ihm und im Atmungsapparat (Woskoboinikoff, 1932). Daher hat auch die Effektivitätssteigerung des Kiemen-Atmungsapparates, die die Adaptiogenese der Actinopterygii unter Steigerung der Splanchnokinetik kennzeichnete, eine Modifizierung des Nahrungserwerbsapparates impliziert (Hofer, 1945; Günther, 1953, 1962). Diese Entwicklung gipfelt in den Teleosteern, deren Radiation heute noch anhält (Kuhn, 1967; Schaeffer und Rosen, 1961). Wegen dieser Actinopterygier-Entwicklung unter Steigerung der Splanchnokinetik sind auf der Teleosteerstufe die Aus-

prägung der Elemente der Oberkiefer und ihre Verwendung im Nahrungserwerbsapparat problematisch geworden (Hofer, 1945; Günther, 1953); die Evolution der Actinopterygii beginnt ja mit den süßwasserbewohnenden und, akzessorisch zur Kiemenatmung, lungenatmenden Palaeonisciden, deren älteste Vertreter mit starken Beißkiefern ausgerüstet waren, in denen als Oberkiefer das Praemaxillare, das Maxillare und das vordere Palatoquadratum funktionierten. Dabei waren die Elemente des „neuen" Oberkiefers, das sind Praemaxillare und Maxillare, noch recht druckfest in die feste dermatocraniale Kopfkapsel dieser Fische eingelagert. Während das Praemaxillare kurz und in die Kopfkapsel rostral eingefügt war, also nur rostral im Oberkiefer funktionierte, bildete das auf seiner Länge bezahnte Maxillare, das mit dem vorderen Palatoquadratum und dem Praeoperculum fest verbunden war, zusammen mit dem vorderen Palatoquadratum den seitlichen Oberkiefer (Hofer, 1945; Berg, 1958). Diese alten Actinopterygier besaßen leistungsfähige Kiefergaumen und waren teleohyostyle Großbrockenschlinger, die auch zu Zerkleinerungsbissen fähig waren (Hofer, 1945; Günther, 1953; Müller, 1963). Ihre starken Oberkiefer aber, die aus dermatocranialen und dermatocranial verstärkten primordialen Elementen bestanden, wie auch der druckfeste knöcherne Kiefergaumen sind im Laufe der Entwicklung der Actinopterygii unter Steigerung der Splanchnokinetik, Sprengung der dermatocranialen Kopfkapsel und unter Ausbildung der Ethmohyostylie verloren gegangen (Hofer, 1945; Romer, 1945; Günther, 1953). Hiermit verknüpft ist unter Verkürzung der freiwerdenden Kieferelemente die Vorverlagerung der Mundhöhlen- und Kieferfunktion bei Teleosteern gegenüber den alten Raubmäulern (Hofer, 1945; Romer, 1945; Günther, 1953; Schaeffer und Rosen, 1961).

Diese funktionelle Adaptiogenese des Nahrungserwerbsapparates unter den Bedingungen gesteigerter Kiemenatmungs-Bewegungen führt oft bei den Teleosteern unter Ausbildung eines mehr oder weniger langen caudo-lateralen Schaftfortsatzes des Praemaxillares, der dementsprechend das Maxillare im verkürzten Mundrand entbehrlich macht, zur Entwicklung eines Maxillarmechanismus (Hofer, 1945) und der vollendeten Ausbildung einer „funktionellen" Wange (Günther, 1953) mit dem Effekt eines verstärkten Saugschnappens und einer nur noch geringen oder gar unmöglichen Beißleistung.

Neben der angeführten vorherrschenden Evolutionsrichtung der funktionellen Adaption insbesondere des Teleosteer-Viscerocraniums gibt es andere, die seltener zu finden sind (Günther und Deckert, 1959; Günther, 1962).

Nach dem bisher Referierten ist die Ausbildung vor allem der „neuen" Oberkiefer und ihre Verwendung insbesondere zu Beißleistun-

gen für Teleosteer problematisch. In diesem Zusammenhang ist ein auffälliges Moment das Auftreten dennoch stärkerer Gebisse bei Teleosteern auf Elementen des „neuen" Oberkiefers (Böker, 1937; Rauther, 1940; Schnakenbeck, 1955; Peyer, 1968); denn wenn diese Zähne stark und fest sind, läßt sich ihre erhebliche mechanische Leistung vermuten (Böker, 1937), die aber wieder druckfeste Beißkiefer erfordert. So ist also auch die Verwendung solcher Gebisse bei Teleosteern problematisch.

Daß bei Teleosteern eine Beißkieferfunktion auf den „alten" Oberkiefer zurückgenommen werden kann, also auf die Palatin-Pterygoid-Quadratspange, zeigen Formen wie *Esox* (Kampf, 1961) und *Lucioperca* (Hofer, 1945); und daß kleine Formen mit langen Kiefern die Beißtüchtigkeit des „neuen" Oberkiefers wiederherzustellen vermochten, zeigt *Chauliodus* (Günther und Deckert, 1955). Sogar den trophobiologischen Lebensformtypus des Durophagen konnte Thiele (1963) mit *Anarrhichas lupus* funktionell analysiert vorstellen, wie auch den trophobiologischen Lebensformtypus des Abbeißers mit *Blennius ocellatus*.

Es haben also gewiß die adaptiogenetischen Modifikationen der dorsalen Beißkiefer der alten Palaeonisciden und der Verlust ihres dermatocranialen Widerlagers die Ausbildung des „neuen" Oberkiefers bei den Teleosteern grundsätzlich beeinträchtigt (Hofer, 1945; Günther, 1953). Und das Gros der Teleosteer schritt danach zur Entwicklung eines Maxillarapparates und war und ist damit evolutiv erfolgreich (Hofer, 1945; Günther, 1953). Viel seltener aber wurde von den Teleosteern eine Möglichkeit genutzt, die mit der evolutiven Verkürzung der Elemente des „neuen" Oberkiefers, die von caudal rostrad erfolgte, neu gesetzt wurde, nämlich die Verwendung des Praemaxillare als Beißkiefer, das ja seine Verbindung mit dem Neurocranium in der Regel bei den Teleosteern behalten hat. Diese Möglichkeit der Beißkieferfunktion des Praemaxillares wird ja auch wieder beeinträchtigt durch eine sekundäre Verlängerung des Praemaxillares caudad. Jene Verlängerung führt bei den Perciformes, Gadiformes und anderen Teleosteern (Berry, 1964) zur Verdrängung des Maxillares aus dem Mundrand und dazu, daß das rostrale, neurocraniale Widerlager des Praemaxillares dessen Beißkieferfestigkeit auf ganzer Länge nicht gewährleisten kann.

In der vorliegenden Arbeit werden nun *Aphanopus carbo* (Perciformes, Trichiuroidei, Trichiuridae) und *Merluccius merluccius* (Gadiformes, Gadidae) bezüglich der oben referierten Problematik und auch bezüglich des „Problems des Wirkungswinkels der Mundöffnung" (Günther, 1953) analysiert. Beide Fische sind nicht näher verwandt miteinander, besitzen aber neben dem bezahnten Unterkiefer auch stark und jeweils spezialisiert bezahnte Praemaxil-

laria beträchtlicher Länge. Sie zeigen eine Schnauzenbildung bzw. einen Ansatz zur Schnauzenbildung (Abb. 1 und 18), deren verschiedene Modi später hervorgehoben werden sollen. Die Schnauzen sind auf der Grundlage des rostrad gerichteten Kieferstieles (Günther, 1962) gebildet und können ganz im Sinne einer Vorverlagerung der Mundhöhlen- und Kieferfunktion (Hofer, 1945; Günther, 1953) betrachtet werden.

Die vorliegende Arbeit schließt sich eng an die morphologischen und funktionsanalytischen Untersuchungen von Kampf (1961) über den Kieferapparat räuberisch lebender Knochenfische an, vor allem an seine Befunde über den Nahrungserwerbsapparat des Hechtes, *Esox lucius*, der durch die Ausbildung einer „Stoßraubschnauze" (Höller, 1935) ausgezeichnet ist.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Dr. K. Günther herzlich danken für den Vorschlag des Themas, für die immerwährende Betreuung meiner Arbeit sowie für die Hilfe bei der Materialbeschaffung und für die Einrichtung eines Arbeitsplatzes am I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin. Auch habe ich Herrn G. E. Maul, Direktor des Museu Municipal do Funchal/Madeira, zu danken, der mir in großzügiger Weise Arbeitsmöglichkeit in Funchal bot und mir eigene Arbeitsergebnisse an *Aphanopus carbo* zur Auswertung überließ.

2. Material und Methodik

Die Untersuchungen zur Topographie des Syncraniums von *Aphanopus carbo* erfolgten an fünf Adulten, die im Nordatlantik westlich von Irland gefangen wurden (Forschungsschiff „Anton Dohrn", Dr. J. Flüchter ded.). Zum Studium der Mechanik des Nahrungserwerbsapparates wurden drei frische, bei Madeira mit Tiefseeangeln gefangene Adulte an Ort und Stelle untersucht.

Für die Untersuchungen zur Topographie des Syncraniums von *Merluccius merluccius* standen fünf etwa 30 cm lange Exemplare von der Meeresbiologischen Station in Neapel und drei Adulte von der spanischen Mittelmeerküste bei Marbella zur Verfügung. Zur Untersuchung der Mechanik des Nahrungserwerbsapparates wurden zwei frische Adulte vom Hamburger Fischmarkt besorgt.

Da Lebendbeobachtungen an beiden Fischen nicht möglich waren, mußte mit der Beobachtung von — mit den Trichiuroiden nahe verwandten — Scombriden und von Gadiden im Berliner und Helgoländer Aquarium vorliebgenommen werden.

Kenntnis von Beutetieren des *Aphanopus carbo* bei Madeira wurde durch Mauls Angaben (1953; 1966, noch unveröffentlicht) und durch eigene Auswertung der Maulschen Sammlung von Beutetieren des *Aphanopus carbo* im Museu Municipal do Funchal erlangt. Bei *Merluccius* konnten hierfür lediglich Literaturangaben (vor allem Rattrey, 1942/47) herangezogen werden.

Das zur Topographie verwendete Material war in 70%igem Alkohol konserviert. Die Knochen wurden mit Alizarin nach Lundvall (aus Romeis, 1948) rot gefärbt. Die Maße der Abbildungen wurden vom Präparat mit Lineal und Stechzirkel abgenommen.

Die für die Topographie herangezogene speziellere Literatur wird in den Kapiteln drei bis sechs angeführt.

3. Zur Topographie des Syncraniums von *Aphanopus carbo*

Eine Topographie des Syncraniums von *Aphanopus carbo*, die mit funktionell-anatomischer Fragestellung vorgenommen wurde und als Grundlage einer Funktionsanalyse dienen könnte, liegt in der Literatur bisher nicht vor. Sie wurde hier erarbeitet. Es konnten dazu herangezogen werden die Arbeiten von GÜNTHER (1860) über *Aphanopus*, von STARKS (1911) über *Promethichthys, Lepidopus* und *Trichiurus*, von MATSUBARA und IWAI (1952, 1958) über die Gempyliden und von ALLIS (1903) über *Scomber;* die letztgenannte Arbeit wurde auch für die Myologie verwendet.

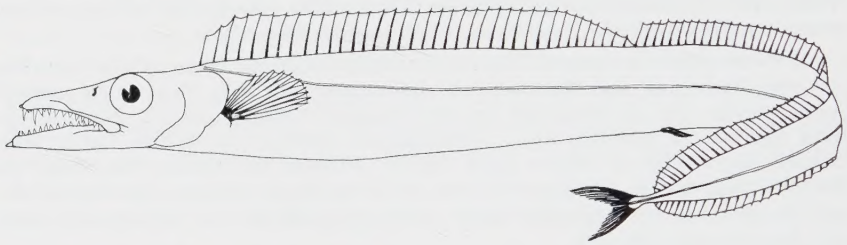


Abb. 1. *Aphanopus carbo:* Habitusbild, nach TUCKER 1956.

3.1 Zur Osteologie

3.11 Das Neurocranium

Als Vorderpol des Achsenskelettes ist das Neurocranium des *Aphanopus* ein schlanker, in der Längsachse gestreckter und komplexer Baukörper. Die Hälfte seiner Gesamtlänge nimmt etwa der praeorbitale Abschnitt ein. Die Orbita ist vergrößert, während der postorbitale Abschnitt zum wenigsten am Betrag der Gesamtlänge beteiligt ist (Abb. 2, 3).

Entsprechend den vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den *Scombroidei* und *Trichiuroidei* (GREGORY, 1933; BERTIN und ARAMBOURG in Grassé, 1958) zeigt der Vergleich mit dem Neurocranium von *Scomber* etliche engere Ähnlichkeiten. Während bei *Scomber* die drei Abschnitte das Neurocranium zu etwa je einem Drittel ausmachen, ist es bei *Aphanopus* ganz überwiegend in der praeorbitalen Region gestreckt worden, kaum durch die Vergrößerung der Orbitae und gar nicht in der postorbitalen Region (Abb. 2).

Nach GREGORY (1933) sind vier funktionelle Einheiten, die ineinander übergehen, im Neurocranium adulter Teleosteer vorhanden, der Ethmo-Vomer-Block, die Interorbitalbrücke, das Schädelgewölbe und der Schädelkiel. Diese Einteilung sei der weiteren Beschreibung zugrunde gelegt, weil Begriffe wie Seiten-

fläche und Ventralfläche auf das ganze Neurocranium nur schlecht anwendbar sind. Die oben erwähnte Praeorbitalregion ist der E t h m o - V o m e r - B l o c k. Dieser ist stark verschmälert gegenüber der Breite

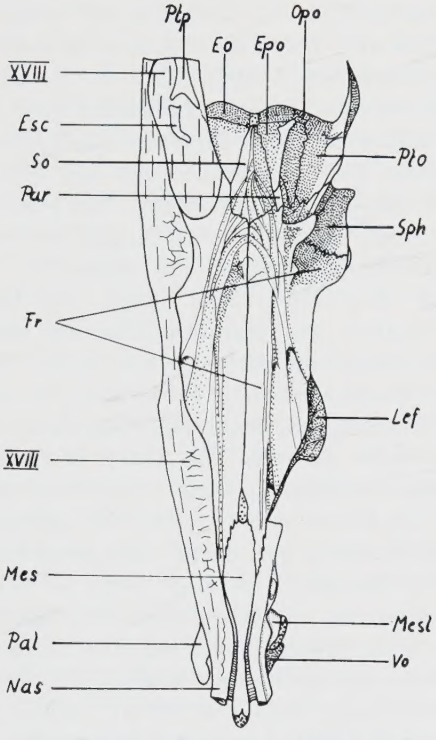


Abb. 2. *Aphanopus carbo:* Neurocranium von dorsal; auf der rechten Seite nur die oberflächliche, schwarze Haut entfernt.

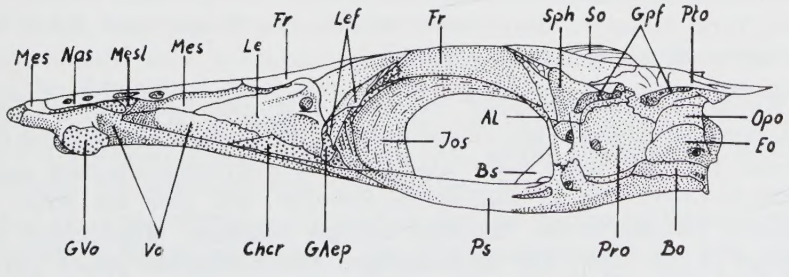


Abb. 3. *Aphanopus carbo:* Neurocranium von lateral

des Daches der Orbitae und der noch breiteren Decke des Schädelgewölbes. Er beginnt rostral mit dem medianen Mesethmoid (Abb. 2, 3, 4, 13, 16: *Mes*), welches ventral vom Vomer unterlagert wird, ihn aber mit einem Rostralfortsatz überragt.

Der Vomer (Abb. 2, 3, 16: *Vo*) beginnt mit einer hammerförmigen Verbreiterung (Günther, 1860), die beiderseits ihrer Mediane je eine rostro-laterale Gelenkfacette trägt (Abb. 2: *GVo*). Auf der Caudalhälfte der Verbreiterung und weiter caudad reichend liegt auf jeder Seite ein horizontaler Lateralfortsatz des Mesethmoids (Abb. 2, 3: *Mesl*). Zwischen den Fortsätzen und dem Vomer tritt auf jeder Seite das Chondrocranium mit rostro-mediad gerichteter und etwa vertikaler Fläche nach außen (Abb. 2, 3). Diesen Flächen liegen im Syncranium die rostralen Palatinfortsätze mit ihrer Medialseite in einem ellipsoiden Gleitflächengelenk an (Abb. 4, 13, 16: *Arp*). Die Nasalia liegen den flachen Lateralfortsätzen des Mesethmoides von dorsal auf und dem Mesethmoid selbst medial an (Abb. 2, 3, 4, 5, 13, 16: *Nas*). Sie sind straff mit Bindegewebe festgewachsen (Abb. 4: *Nas, IX*) und versteift durch den strebigen Ramus supraorbitalis des Kopf-Seitenliniensystems, der längs ihrer Dorsalseite verläuft. Mit ihrer caudalen Hälfte sind die Nasalia in sehr starkes Sehnengewebe eingebettet, welches den langen Nasenraum, der links und rechts neben dem Ethmo-Vomer-Block in Kopflängsrichtung verläuft, von dorsal bedeckt (Abb. 2, 4: *XVIII*). Dieses Sehnengewebe, das straff ist, zieht dann in dünnerer Schicht als breiter Sehnenstreifen am Orbitalrand der Frontalia entlang und endet an der Außenkante des Sphenoticum mit dem Dermosphenoticum, das als nicht knöcherne, bindegewebige Bildung am dorsalen Hinterrand jeder Orbita außen liegt (Abb. 2, 4: *XVIII*; Abb. 4, 5, 16: *Dsph*). Das Mesethmoid endet auf halber Länge des Ethmo-Vomer-Blockes, dessen caudale Hälfte die median zusammenstoßenden Frontalia decken (Abb. 2: *Mes, Fr*). Die Seitenflächen des Blockes machen rostral Mesethmoid und Vomer aus, caudal die Lateralethmoide (Abb. 3: *Mes, Vo, Le*). Die Lateralethmoide schließen den Block caudal ab mit ihren weit seitlich ausladenden Flügeln (Abb. 2, 3: *Lef*), welche medial von den Nervi olfactorii durchbohrt werden. Die Flügel sind durch aufgelagerte Knochenstreben verstärkt.

Wo das Mesethmoid endet, beginnen unter den Frontalia die Lateralethmoide, ventral vom Vomer unterlagert. Zwischen ihnen und dem Vomer tritt auf jeder Seite wieder das Chondrocranium nach außen (Abb. 3: *Chcr*). Das ist ähnlich bei *Scomber*, wie auch der schon erwähnte Durchtritt des Chondrocraniums zwischen Mesethmoid und Vomer (Allis, 1903). Die beiderseitigen Knorpelflächen gehen ventral auf die Lateralethmoidflügel (Abb. 2: *Lef*) über und bilden dort im

Winkel von etwa 70 Grad gegen die Ethmo-Vomer-Blockmediane verlaufende, quere Gelenkstempel, deren Lateralecken condylusartig verdickt sind. Sie ragen seitlich über die weit rostral von ihnen liegenden Vomergelenkfacetten hinaus (vgl. Abb. 2: *Vo, Lef* und Abb. 3: *GVo, Lef, GAep*). Diese Stempel passen in Knorpelpfannen (Abb. 13: *Aep*), die den Caudalenden der Palatina dorsal aufsitzen. Die Knorpelfläche der Stempel läuft nicht nur über die Ventralkante der Lateralethmoidflügel, sondern auch etwas an der Flügelaußenkante dorsad. Gegen diese Außenkante liegt im vollständigen Schädel das Lacrimale von außen an (Abb. 4,5: *La*). Am Ende der Orbitadecke aber, dort wo die Frontalia auf das Sphenoticum treffen, verbreitert sich der Schädel noch einmal. Abgesehen von einer leichten Einbuchtung der Lateralkante des Sphenoticum und einer stärkeren hinter dem Caudalende des Sphenoticum (Abb. 2, 3: *Sph*) — hier zieht der M. dilatator operculi ventro-caudad und laterad hindurch — behält das Schädeldach in der postorbitalen Region diese größte Breite bei.

Vom Beginn der Orbita bis zu ihrem Ende bilden die Frontalia — zusammen mit dem unvollkommen ausgebildeten, sehnigen Interorbitalseptum — die Interorbitalbrücke von Gregory; denn ein Orbitosphenoid ist nicht ausgebildet (Abb. 3, 13: *Ios, Fr*). Die Seitenränder der Frontalia sind hier laterad ansteigend hochgewölbt, so daß die eben rostro-caudad ziehenden Frontalia zur Mitte hin etwas eingetieft sind von dorsal her (vgl. Abb. 2, 3: *Fr*). Auf der Dorsalseite ziehen einige Streben anfangs parallel, dann konvergierend caudad, deren innerste zu mehreren aufeinander mediad zu- und zum Teil in den sehr niedrigen Supraoccipitalkamm auslaufen (Abb. 2: *Fr, So*; Abb. 3: *So*). Lateral dieses Kammes bilden auf jeder Seite einige Bälkchen den höheren Epiotical- und Parietalkamm (Abb. 2: *Epo*). Seitlich von den Epioticalkämmen lösen sich die starken Pteroticalkämme aus der Bälkchenschar und schwingen latero-caudad bis über das Schädelende hinaus (Abb. 2, 3: *Pto*).

Der postorbitale Bereich des Neurocraniums ist etwa das Schädelgewölbe nach Gregory. Wo die Epioticalkämme caudal enden, knickt das schon abfallende Gewölbedach schärfer ab und geht in die Caudalfläche des gesamten Neurocraniums über.

Die Caudalfläche des Schädelgewölbes besteht aus den Exoccipitalia und den Rückseiten der Pterotica. Die Opisthotica haben nur geringen Anteil daran (Abb. 2: *Opo*). Zusammen mit dem großen Condylus des ventralen Basioccipitale umgeben die zwei schräg abwärts, nach median geneigten Exoccipitalcondyli das Foramen magnum.

Auf der Vorderfläche des Gewölbes liegt das T-förmige Basisphenoid, sein querer Balken hat Kontakt mit den Alisphenoiden, die hier innen von Frontale und Sphenoticum liegen (Abb. 3: *Al, Bs*; Abb. 5, 13: *Bs*).

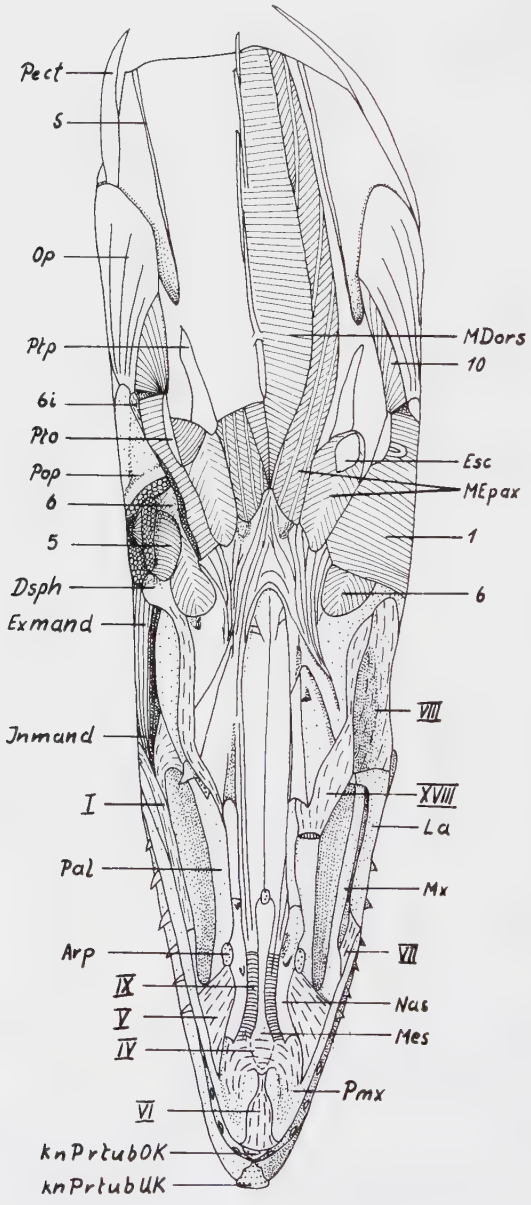


Abb. 4. *Aphanopus carbo:* Kopf mit Vorderrumpf von dorsal nach Entfernung der Haut, am Rumpf nur zum Teile, rechts ist auch das Lacrimale entfernt und teilweise der M. adductor mandibulae.

Die Seitenflächen des Schädelgewölbes steigen vom schmalen Schädelkiel unter einem Winkel von 40 Grad (gegen die Subfrontalebene durch den Schädelkiel gemessen) zur dorsalen Schädelaußenkante auf. Rostral liegt in jeder Seitenfläche das große Prooticum, caudal schließen daran an übereinanderliegend in der Vertikalen Opisthoticum, Exoccipitale und Basioccipitale (Abb. 3: *Pro, Opo, Eo, Bo*). Das ist wie bei *Scomber* (Allis, 1903) und den Gempylidae (Matsubara und Iwai, 1958). Die Seitenflächen des Gewölbes enden dorsal mit den ventro-lateralen Flächen der Sphenotica und Pterotica. An den Außenkanten dieser Flächen liegen je zwei nach ventral offene Gelenkpfannen der Cranio-Hyomandibulargelenke (Abb. 3: *Gpf*). Nur die Pfanne am Pteroticum ist vollständig, während die Pfanne am Sphenoticum caudal nicht knöchern, sondern nur sehnig geschlossen ist. Beide Pfannen liegen bei vorgegebener Breite des Daches des Schädelgewölbes so weit lateral wie möglich. Sie laufen annähernd parallel, die vordere Pfanne befindet sich etwas weiter medial als die caudale, und beide verlaufen von caudo-lateral medio-ventrad. Die vordere Pfanne liegt wenig tiefer als die hintere Pfanne. Die Abweichung der Pfannenlängsachsen von der lateralen Kante zur Medianebene hin beträgt etwa 20 Grad. Die Neigung ventrad beträgt etwa 10 Grad.

Den ventralen Abschluß des Schädelgewölbes bildet der S c h ä d e l k i e l ; dieser funktionelle Terminus erfaßt das Parasphenoid (Abb. 3, 5, 13: *Ps*). Es ist stabil, aber schlank, besonders unter den Orbitae. Caudal ist ihm das Basioccipitale eingefügt (Abb. 3: *Bo*). Lateral vom Basisphenoid steigen auf jeder Seite kleine Parasphenoidflügel hoch. Sie stoßen gegen Fortsätze der Prootica (Abb. 3) und bilden mit diesen die rostralen Teile der Seitenwände des Myodoms. Wo die Lateralethmoide auf das Parasphenoid stoßen, also am Rostralanfang der Orbitae, umfaßt das Parasphenoid gespalten den eingekeilten Vomer, der den gesamten Boden des Ethmo-Vomer-Blockes bildet (Abb. 3: *Vo*). Von der tiefsten Stelle unter der Mitte der Orbitae steigt das Parasphenoid rostrad wie auch caudad an. Den Rostralanstieg setzt der Vomer bis zu seinem Rostralende fort. Hierdurch nimmt das Neurocranium der Höhe nach rostrad stark ab. Weil es auch in der Breite nach rostral zu beträchtlich abnimmt, ist es gewissermaßen vorne spitz. Das Parasphenoid ist wohl im Zusammenhang mit der Vergrößerung der Augen ventrad ausgebuchtet worden (hierzu Kirchhoff, 1958, über *Clupea*).

3.12 Der Circumorbitalring

Er ist unvollkommen, und die vorhandenen Elemente sind nur schwach ausgebildet (Abb. 5: *La, Iorb 2, Dsph*).

Das Lacrimale (Abb. 4, 5: *La*) oder Infraorbitale I ist lediglich an seiner Dorsalkante versteift, wo es den Ramus infraorbitalis des Kopfseitenliniensystems umgibt. Seine Seitenfläche aber dünnt aus in die sehnige Haut der Kopfseitenwand. Von seiner caudalen Hälfte erhebt sich ein strebenartiger Processus dorsalis, der im unteren Vorderrand der Orbita steht und sich mit seiner Medialseite gegen die Seitenkante des Lateralethmoidflügels und somit gegen das seitlich offene Gelenk zwischen dem Lateralethmoid und dem Palatinum legt. Die aneinanderliegenden Flächen sind mit Knorpel überzogen, und Zusammenhalt ist durch Sehnengewebe gegeben.

Caudal liegt dem Lacrimale, sehnig mit ihm verbunden, ein längliches und schmales Infraorbitale II an, das nur den Ramus infraorbitalis knöchern umgibt (Abb. 5: *Iorb 2*).

An der Außenkante des Sphenoticum hängt ein bindegewebiges Säckchen, das der Lage nach dem Dermosphenoticum entspricht, das Gregory (1933) für *Trichiurus* abbildet. Es würde dann einem reliktären Infraorbitale VI vergleichbar sein (Abb. 4, 5, 16: *Dsph*).

Das Lacrimale, das in straffes Sehnengewebe der Kopfseitenhaut eingebettet ist, bedeckt bei geschlossenem Maule von der Seite her die caudale Hälfte des Praemaxillar-Maxillar-Komplexes und die dann zusammengelegte maxillare Hautfalte, die bei den Teleosteern oft zur Bildung einer „funktionellen" Wange führt (Günther, 1953).

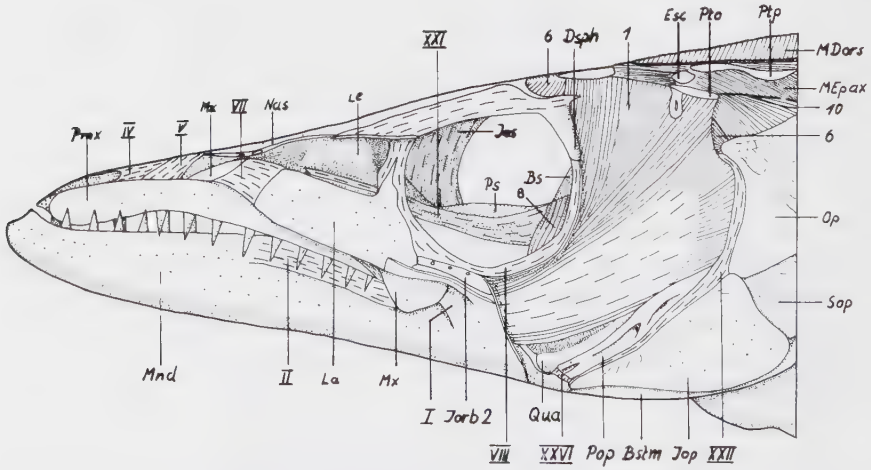


Abb. 5. *Aphanopus carbo:* Kopf von lateral; die starke, sehnige Haut der Kopfseitenwand ist im Bereich des Ethmo-Vomer-Blocks und hinter der Orbita entfernt. Der reliktäre Circumorbitalring ist freigelegt.

3.13 Das Viscerocranium

3.131 Der Oberkiefer

Der Streckung des Ethmo-Vomer-Blockes des Neurocraniums entspricht eine Rostradverlängerung von Ober- und Unterkiefer.

Der Oberkiefer — das ist der vorne genannte „neue" Oberkiefer — besteht aus den beiderseitigen Praemaxillaria und Maxillaria; dem Maxillarende sitzt dorsal ein stäbchenartiges Supramaxillare bindegewebig angewachsen auf (Abb. 4, 5, 6a, 6b, 8, 13, 16: *Pmx, Mx; Smx* nur Abb. 6a, 6b, 13, 16).

Die Praemaxillaria stoßen rostral vor dem Neurocranium zusammen und sind straff bindegewebig miteinander in einer schmalen Symphyse vereinigt, die sich in rostro-caudaler Richtung lang erstreckt. Der Symphyse ist rostral eine knorplige Protuberanz vorgelagert. Es existieren keine ausgeprägten Processus ascendentes, jedoch sind die Vorderenden der Praemaxillaria horizontal flächig (Abb. 4: *Pmx, VI, knPrtubOK*). Diese miteinander verbundenen Flächen bilden das Vorderende des Schnauzendaches, indem sie den Ethmo-Vomer-Block um ein Viertel seiner Länge rostral überragen, die Schnauze also erheblich verlängern. Sie umfassen dabei von rostral her den rostralen Mesethmoidzapfen (Abb. 4: *Pmx, Mes*). Erst hinter diesen Praemaxillarflächen beginnen auf jeder Seite die Maxillaria, die den Praemaxillaria dorsal und unbeweglich aufgewachsen sind (Abb. 6a, 6b: *Pmx, Mx*). Das Maxillare umgreift hier mit seinem Vorderende das Praemaxillare von dorsal und medial (Abb. 6b, 8: *Mx*). Beide Knochen sind hoch, d. h. sie sind ihrer Länge nach vertikal flächig. Der Kopf des Maxillare trägt einen medio-caudad orientierten, halbkugeligen Condylus (Abb. 6b: *Mxco*). Dieser artikuliert mit der rostro-lateralen Gelenkfacette (Abb. 2: *GVo*) des Vomers. Hierdurch entsteht ein Gelenk zwischen dem Maxillare und dem Vomer (Articulatio vomero-maxillaris). Zwischen beiden Gelenkflächen befindet sich eine flache Sehnenscheibe (Abb. 8: *XII*). Die Praemaxillar-Maxillar-Komplexe konvergieren nicht nur vor dem Neurocranium, sondern sie sind auch ihrer Länge nach dorso-ventrad gekrümmt.

Wie schon erwähnt, umgreifen die Praemaxillarvorderenden den Mesethmoidzapfen des Neurocraniums von rostral her. Unter diesem Zapfen nun liegt ein medianes, rollenartiges Knorpelstück, das in ein Ligamentum intermaxillare eingelagert ist, welches zwischen den medio-ventralen Vorderenden der Maxillarköpfe verläuft (Abb. 8: *R, XXVIII*). Lateral von diesem Knorpel sind Praemaxillarkopf und Maxillarkopf durch ein dorso-rostrad verlaufendes Ligament (Lig. praemaxillo-maxillare mediale) verbunden (Abb. 8: *XXVII*). Durch das

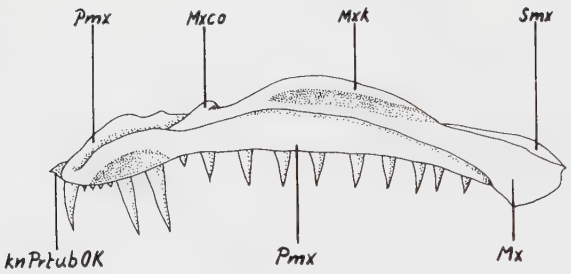


Abb. 6a. *Aphanopus carbo:* Praemaxillare, Maxillare und Supramaxillare von lateral.

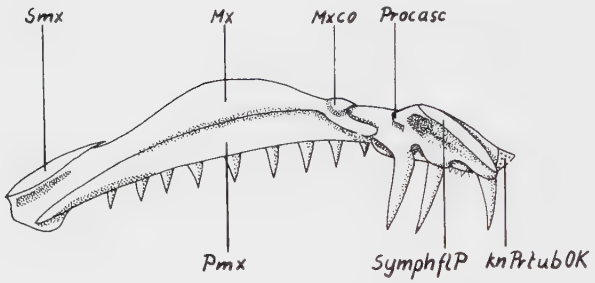


Abb. 6b. *Aphanopus carbo:* Praemaxillare, Maxillare und Supramaxillare von medial.

Lig. intermaxillare besteht unter dem Mesethmoidzapfen hindurch eine Verbindung zwischen den Praemaxillar-Maxillar-Komplexen beider Seiten ventral. Aber auch dorsal zieht Sehnengewebe über den Zapfen hinweg von Praemaxillarfläche zu Praemaxillarfläche, außerdem aber zieht dieses Sehnengewebe von den Dorsalseiten der Praemaxillarflächen an die Nasalia von rostral (Abb. 4, 5: *IV*), und von den Seitenkanten her zieht auf jeder Seite eine breite Sehnenfläche unter das Nasale und dort ans Mesethmoid (Abb. 4, 5: *V*).

Die Ventralflächen der Praemaxillarvorderenden sind durch dickes und zähes Bindegewebe bedeckt. Dieses bildet auch das kräftige, sehnige Mundvelum. Am Zusammenhalt der beiderseitigen Praemaxillar-Maxillar-Komplexe von ventral her hat also auch die zähe Mundhöhlendachhaut ihren Anteil.

Da die Praemaxillarvorderenden in einer engen Symphyse, die sich in rostro-caudaler Richtung erstreckt, vor dem Neuroranium vereinigt

sind, kann man von einem Oberkieferschnabel sprechen, der aus den beiderseits akinetischen Spangen der Praemaxillaria, Maxillaria und Supramaxillaria besteht (Abb. 6a, 6b: *Pmx, Mx, Smx*).

Das Maxillare liegt dorsal auf dem Praemaxillare und trägt im mittleren Drittel seiner Länge einen hohen Kamm (Abb. 6a: *Mxk*), an dem lateral und dorsal das breite Lig. primordiale (Abb. 4, 5, 13, 16: *I*) ansetzt; seitlich ihm anliegend und rostral und dorsal ihm angewachsen, zieht dieses Ligament hinter dem Kamm über das Maxillare hinweg mediad und verläuft dann medial vom Caudalende des Praemaxillar-Maxillar-Komplexes caudo-ventrad, um sich dann am Processus coronoideus[1] der Mandibel und hinter dem Ende des Komplexes auf dem Articulare außen zu befestigen (Abb. 13: *I*). Das Ligament ist nicht strangartig, sondern eine besonders sehnige Verstärkung der schon vorne (S. 274) erwähnten maxillaren Hautfalte. Das Praemaxillare läuft caudal fast spitz aus, und erst hier wechselt es auf die Medialseite des hier neu erhöhten Maxillarendes (Abb. 6a, 6b: *Pmx, Mx*).

Die Caudalenden der Oberkieferschnabeläste sind durch je zwei Ligamente am Mandibulare befestigt. Von der Vorderkante des Caudalendes zieht ein Lig. maxillo-mandibulare (Lubosch, 1929) an die Seite der Dorsalkante des Dentale (Abb. 5, 13, 16: *II*). Es ist dort am Anfang des hinteren Drittels des Dentale festgewachsen, zieht also nicht weit rostrad. Von der Medialseite des Caudalendes steigt ein kurzes, breites Lig. maxillo-mandibulare mediale (Petersen, 1914) rostro-dorsad auf und befestigt sich auf der Außenseite des Processus coronoideus der Mandibel (Abb. 16: *III*). Oberhalb davon setzt das Lig. primordiale mit der maxillaren Hautfalte am Processus coronoideus an. Von außen aber liegt, wie erwähnt, das Lacrimale eingebettet in die zähe, sehnige Haut der Kopfseitenwand den Oberkieferschnabelästen lateral an, und so, wie es nach ventral sehnig ausdünnt, geht es auch rostral in Sehnengewebe über, das auf dem Praemaxillare und Maxillare seitlich außen inseriert (Abb. 5: *La, Pmx, Mx*).

Rostral tragen die Praemaxillaria zusammen drei Paar gewaltiger, spitzer Fangzähne, die sich leicht medio-ventrad richten und rostrale und caudale schneidende Kanten besitzen. Außen davon stehen noch einige kleine Zähnchen (Abb. 6a, 6b, 16). Die übrigen Zähne, die das Praemaxillare auf seiner ganzen Länge trägt, sind kleiner und seitlich abgeflacht. Sie sind aber sehr spitz und haben Schneiden mit fein gesägtem Rand. Die Sägung ist erst bei Lupenvergrößerung zu sehen. Solche schneidenden Zahnränder sind bei Teleosteern nach

[1] Diese Bezeichnung berücksichtigt nicht, daß dieser Processus von einem Dental- und einem Artikularfortsatz gebildet wird (Lubosch, 1929). Sie wird jedoch so in der Literatur verwendet (Gregory, 1933; Schaeffer und Rosen, 1961).

Peyer (1968) selten. Im Vergleich mit sonstigen Teleosteerzähnen sind auch diese Zähne beträchtlich groß. Ihre Größe nimmt caudad stärker ab, und sie richten sich alle leicht laterad. Alle Zähne sind auf den Kieferrändern in Alveolen unbeweglich festgewachsen, und sie werden in ihnen von caudal durch vorbereitete Ersatzzähnchen erneuert (Tucker, 1956).

3.132 Der Unterkiefer und das Unterkiefergelenk

Das Dentale der Mandibel ist sehr lang. Auch das Articulare scheint verlängert zu sein, während das Angulare sehr klein ist (Abb. 16: *Dent, Art;* Abb. 17b, d, f: *Ang*).

Das Dentale ist auf der Medialseite durch Streben längs der Ober- und Unterkante verstärkt, wie auch das Articulare. Die Articularstreben laufen dann dort zusammen, wo das Articulare an seinem Ende die Unterkiefergelenkpfanne (Abb. 17b, d, f) trägt. Diese liegt an der ventralen Kopfseitenkante unterhalb der caudalen Hälfte der Orbita, und zwar dem Hinterrande der Orbita genähert (Abb. 5, 16).

Das Unterkiefergelenk gestattet Bewegungen um drei zueinander senkrechte Achsen entsprechend den von Petersen (1914) analysierten Bedingungen seiner Funktion bei Teleosteern. Sein Zusammenhang ist bei *Aphanopus* durch ein starkes Lig. quadrato-articulare gesichert (Abb. 17a, b: *XXIX*). Dieses Ligament verläuft annähernd vertikal von der Caudalfläche des Quadratumgelenkkopfes zur Caudalfläche der Artikularpfanne. Wie bei *Gadus* (Petersen, 1914) wird das Gelenk durch ein Lig. quadrato-mandibulare laterale (Abb. 17a, b, c, e: *XXX*) und ein Lig. quadrato-mandibulare mediale (Abb. 17a, b, d, f: *XXXI*) zusätzlich gesichert. Nicht vorhanden ist jedoch bei *Aphanopus* ein caudales Nebengelenk, das als Hemmvorrichtung im Vorgange der Mandibelabsenkung funktionieren könnte. Der nach Petersen (1914) hier in Frage kommende caudale Articularhaken, der bei *Gadus* die mandibulare Fläche des erwähnten Nebengelenkes trägt, ist bei *Aphanopus* nur schmal, und er berührt das Quadratum caudal erst, wenn die Mandibel maximal abgesenkt ist (vgl. Abb. 17c und e: *Qua, Arth*).

Bei *Aphanopus* wird dagegen das Unterkiefergelenk von einem strukturell und funktionell anderen N e b e n g e l e n k, das zwischen dem Ventralende des Praeoperculums und dem caudalen Ende der Mandibel ausgebildet ist, unterstützt (Abb. 17c - f). In diesem „G l e i t f l ä c h e n g e l e n k“ artikuliert das zapfenförmige caudale Ende der Mandibel mit einer Knorpelfläche auf der Medialseite des Ventralendes des Praeoperculums. Dabei gleitet bei Absenkung der Mandibel die nur kurze Unterkante des Praeoperculums in einer Nische — hier geht

nämlich der praeoperculare Kanal des Kopf-Seitenliniensystems in den mandibularen über — auf der Lateralseite des caudalen Mandibelzapfens (vgl. Abb. 17c und e), während der Mandibelzapfen dahinter an der medialen Knorpelfläche des Praeoperculums dorsad gleitet (vgl. Abb. 17d und f). Unmittelbar hinter dem schon oben erwähnten Articularhaken, wo auch das zapfenförmige Mandibelende beginnt, ist das ventrale Ende des Praeoperculums sehnig mit der Mandibel durch das Lig. praeoperculo-mandibulare verbunden (Abb. 17a - f: *XXVI*). Dieses Nebengelenk des Unterkiefers unterstützt wohl den Wechsel der Gelenkflächen im vorderen Unterkiefergelenk, wie er bedingt wird durch die Absenkung der Mandibel unter Suspensoriumsausschwenkung (Petersen, 1914). Da nämlich der caudale Mandibularzapfen von *Aphanopus* im Gleitflächengelenk einen gewissen Druck in dorso-lateraler Richtung auf das Praeoperculum ausübt, das mit dem Quadratum fest verbunden ist, wird die Drehung des Quadratums im eigentlichen Unterkiefergelenk, das ja vor dem Nebengelenk liegt, während der seitwärtigen Ausschwenkung der Kieferstiele gesichert. Eine weitere Bedeutung dieses so eigenartigen Gelenkes könnte beim Kieferzugriff auf die Beute eine Rolle spielen. Wenn *Aphanopus* bei weit abgesenktem Unterkiefer ein Beutetier mit den Kiefern packt, könnte in diesem Nebengelenk der Preßdruck, der durch den Zug der Mm. adductores arcus palatini und hyomandibularis am Kieferstiel entsteht, auch auf das Mandibelende übertragen werden, ohne das Unterkiefergelenk zusätzlich zu belasten.

Während das Unterkiefergelenk dem Hinterrande der Orbita genähert liegt, befindet sich der hohe Processus coronoideus der Mandibel auf der Höhe des Orbitabodens am Vorderrande der Orbita (vgl. Abb. 5: *Qua* und 13: *Proccor*). Weil der Oberkiefer mit dem Processus verbunden ist, endet die Maulspalte schon hier.

Die Mandibeläste sind von annähernd L-förmigem Querschnitt. Ihre medialen Ventralkanten stoßen in der Ruhelage fast in der Kopfmedianen zusammen; denn besonders ventral ist der Kopf von *Aphanopus* schmal. Die Innenseite der Mandibel ist von der starken intramandibulären Portion des M. adductor mandibulae erfüllt. Lediglich das rostrale Drittel der Mandibel bleibt frei. Hier setzt aber das große, sehnige untere Mundvelum an. Wegen der Krümmung des Oberkiefers bleibt die Maulspalte auch bei adduziertem Unterkiefer seitlich etwas offen. Deshalb wohl greifen die hohen Vela an den Kieferrändern weit caudad.

Die Unterkiefersymphyse ist eine straffe, schmale und vertikal stehende Syndesmose, die eine Spreizung der Unterkieferäste gestattet. Die knorpelartige Protuberanz (Tucker, 1956), die sich in einer Einbuchtung der Unterkieferspitze vor der Symphyse befindet (Abb. 4, 16: *knPrtubOK*), nimmt diese Beweglichkeit elastisch auf. Da die Symphyse

zur Unterkieferlängsachse senkrecht steht, erfolgt keine Drehung der Unterkieferäste um ihre Längsachse, wenn sie während der Unterkieferabsenkung gespreizt werden.

Die Dorsalkante des Dentale trägt große Zähne, die nach Zahl und Art den vielen der Praemaxillaria entsprechen (Abb. 5, 8, 16). Sie sind aber leicht mediad geneigt, so daß jene Praemaxillarzähne bei geschlossenem Maul außen von ihnen liegen (Abb. 4, 5). Auch den großen Fangzähnen der Vorderenden der Praemaxillaria stehen nur die kleineren Dentalzähne gegenüber, aber außen von ihnen, während die Fangzähne bei geschlossenem Maul rostral zwischen den Mandibelästen liegen. Bei *Aphanopus* sitzen alle Zähne unbeweglich auf den Kieferrändern in Alveolen, und der vordere Mundboden zeigt die Eindrücke der großen, dorsalen Fangzähne (Abb. 8: *Zf*). Der Unterkiefer überragt den Oberkiefer rostral etwas; sein vorderstes Zahnpaar faßt die Protuberanz des Oberkiefers seitlich ein. Aus der Anordnung der Zähne in Ober- und Unterkiefer ergibt sich ein sich überkreuzender Biß; denn im ersten Drittel der Mandibel beißen deren Zähne außen von den Praemaxillarzähnen, dahinter jedoch innen von diesen (Abb. 4, 5).

3.133 Das Suspensorium

Das Suspensorium besteht aus der vollständigen Palatin-Pterygoid-Quadratspange und aus dem Kieferstiel, der in bemerkenswerter Weise nur aus dem Hyomandibulare und dem Praeoperculum zusammen-

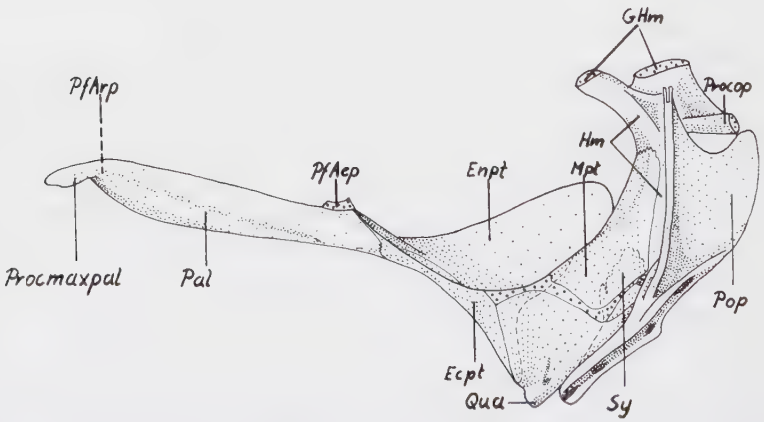


Abb. 7. *Aphanopus carbo:* Suspensorium von lateral; die gestrichelten Linien zeigen die mediale Versteifung des Suspensoriums durch eine Caudaderstrekkung des Ectopterygoides bzw. das zum Teil von medial in das Metapterygoid eingelegte Symplecticum.

gesetzt ist. Das Symplecticum funktioniert hier in ihm kaum; denn es ist fast völlig in die Palatin-Pterygoid-Quadratspange übergegangen (Abb. 7: *Sy*), wie auch bei *Gempylus* (Matsubara und Iwai, 1958).

Das Hyomandibulare (Abb. 7, 8, 16: *Hm*) endet ventrad auf halber Höhe der Medialseite des Praeoperculums. Es gabelt dorsal in die Fortsätze der zwei Gelenkköpfe des Cranio-Hyomandibulargelenkes auf. Nach caudal ragt der nicht allzu lange, aber deutliche Processus opercularis (Abb. 7: *Procop*). Das Hyomandibulare besitzt rostral noch einen mediad-ventrad gerichteten Fortsatz (Abb. 8: *rvProc*), der an das Metapterygoid tritt und mit ihm verwächst.

Das Praeoperculum (Abb. 4, 5, 7, 8, 13, 16: *Pop*) steht nahezu aufrecht mit seiner dorsalen Hälfte, biegt aber mit seiner ventralen Hälfte stark rostrad um. Seine strebenartig verstärkte Rostralkante liegt mit ihrer beinah vertikalen, dorsalen Hälfte dem Hyomandibularschaft fest angewachsen von außen auf (Abb. 7: *Hm, Pop*). Das untere Drittel der Rostralkante des Praeoperculums ist dagegen mit der strebenartigen, dorso-caudad ansteigenden Quadratumhinterkante fest verbunden (Abb. 5, 7, 16, 17c - f: *Qua, Pop*). Seine caudo-dorsale Fläche ist von medial verstrebt (Abb. 8: *Pop*). Diese Strebe ist die Rückwand einer Grube auf der Medialseite des Suspensoriums, deren Vorderwand durch die Rückseite des Hyomandibularschaftes gebildet wird. Leicht von medial liegt gegen das Ende der Praeoperculumfläche sehnig mit ihm verbunden das Operculum mit seiner Rostralkante an (Abb. 8: *Op, XXII*). Die ventrale Hälfte des Praeoperculums ist stark verjüngt und biegt — wie beschrieben — stärker rostrad um, von einer zweiten Strebe hinterlagert (Abb. 7: *Pop*). Während das Praeoperculum bei Teleosteern meistens nur dem Hyomandibulare von außen aufgelagert ist und dieses verstärkt und allenfalls neben dem Symplecticum suspensoriell beteiligt ist, hat es bei *Aphanopus* eine stärker suspensorielle Funktion. Nach den Abbildungen von Matsubara und Iwai (1958) zu urteilen, gilt das auch für die Gempyliden. Bei geschlossenem Maul stößt das ventrale Ende des Praeoperculums von dorsal gegen das Articulare und Angulare caudal von der Articulargelenkpfanne vor; es ist durch das flächige Lig. praeoperculo-mandibulare (Abb. 5, 17c, e: *XXVI*) mit ihnen verbunden und trägt auf seiner Medialseite eine Knorpelfläche Abb. 8, 17d: *KnPop*). Mit dieser Knorpelfläche artikuliert der Angularfortsatz bei der Unterkieferabsenkung in dem vorn (S. 278, 279) schon beschriebenen Gleitflächengelenk.

Das Metapterygoid tritt von rostral an den Hyomandibularschaft und zieht mit seiner Caudalkante und Dorsalkante hoch an ihm hinauf (Abb. 7, 8, 16: *Mpt, Hm*). Dem rostralen und mediad-ventrad gerichteten Fortsatz des Hyomandibulares kommt es mit einem kurzen dorsalen

und medialen Processus entgegen, so daß eine schlitzähnliche Öffnung gebildet wird (Abb. 8: *rvProc*). Von dorsal trifft es auf das Quadratum.

Von medial ist dem Metapterygoid das Symplecticum (Abb. 7, 8, 16: *Sy*) mit seiner flächigen dorsalen Hälfte unbeweglich angefügt, während seine spitz auslaufende Ventralhälfte in das Quadratum eingelagert ist, vor dessen strebenartiger Hinterkante, die basal den Quadratumgelenkkopf trägt und steil hinter dem ganzen Symplecticum caudodorsad stößt (Abb. 7, 16, 17d, f: *Qua, Sy*) bis kurz unter die Gelenkpfanne des Interhyale. Nur im Bereich dieser Pfanne steht das Hyomandibulare noch mit der caudo-dorsalen Ecke des Symplecticums in Verbindung (Abb. 8: *Hm, Sy, Ih*).

Das Ectopterygoid (Abb. 7, 8, 13, 16: *Ecpt*) versteift als im Querschnitt annähernd T-förmiger Knochen mit seinem Schaft das Quadratum an der Vorderkante, indem dieser die Kante von rostral her umfaßt (vgl. Abb. 17c und d: *Ecpt, Qua*); der nach dorsal konkave Balken des Ectopterygoids verstärkt mit seinem hinteren Teil von medial her die Dorsalkanten von Quadratum und Metapterygoid nur so weit, bis das Metapterygoid dann dorsal aufsteigt (Abb. 7, 8: *Ecpt*). Der vordere Balkenteil tritt von ventral an das Palatinum (Abb 7, 8: *Ecpt, Pal*). Das Entopterygoid ist nur dünnflächig. Seine Fläche ist ventrad durchgebogen und steigt mediad an. Das Entopterygoid liegt zwar im Orbitaboden, kann aber keine knöcherne Gaumenfestigkeit mehr gewährleisten. Von medial her liegt das Entopterygoid der Oberkante des Ectopterygoids an und tritt in der vorderen Hälfte medial vom Ectopterygoid und mit diesem verbunden gegen das Palatinum (Abb. 7, 8: *Enpt, Ecpt, Pal*). Beide Knochen verzahnen sich von ventral mit dem Palatinum, das oberhalb dieser Stelle die Knorpelgelenkpfanne des Lateralethmoid-Palatinalgelenkes trägt (Abb. 7: *PfAep*).

Dieses Gelenk ist eine Articulatio ethmo-palatina (Hofer, 1945; Abb. 13, 16: *Aep*). Die Knorpelpfanne bildet als Gelenkfläche einen liegenden halben, an beiden Seiten und dorsal offenen Hohlzylinder. Die Längsachse der Pfanne verläuft latero-mediad unter einem Winkel von etwa 70 Grad gegen die Sagittalebene des Syncraniums. Der Lateralethmoidstempel (siehe S. 271) und die Pfanne passen somit genau zusammen. Ein starkes Ligamentum lateroethmoidale palatinale (Abb. 8, 13, 16: *XIII*), das von der Rückseite des hier verstärkten Lateralethmoides entspringt und mit der Caudalseite der Knorpelpfanne verwächst, sichert den Zusammenhalt. Es tritt auch eine Articulatio rostro-palatina auf zwischen dem Mesethmoid und dem rostralen Palatinumfortsatz (Processus maxillaris palatini; Abb. 4, 13, 16: *Arp*). In diesem ellipsoiden Gleitflächengelenk liegt der Palatinumfortsatz dem Mesethmoid seitlich an. Davor verbindet

beide auf derselben Höhe zusätzlich ein kurzes Lig. mesethmoideo-palatinale (Abb. 13, 16: *XIV*), das sich zum Mesethmoid hin verbreitert.

Das Palatinum (Abb. 2, 4, 7, 8, 13, 16: *Pal*) zieht im Munddach rostrad. Es ist dorsal balkenartig und ventral vertikal flächig. Der leicht laterad biegende rostrale Palatinumfortsatz (Abb. 7, 13, 16: *Procmxpal*) drückt von dorsal gegen das Maxillare und liegt ihm also auf. Medial gelenkt dieser Fortsatz am Mesethmoid, und durch ein Lig. vomero-palatinale mediale (Abb. 8: *XI*), das an seiner Medialseite ansetzt und in Längsrichtung des Palatinums rostrad zum Vomer zieht, ist er caudal an diesem angebändert. Dieses Ligament ist wie ein funktionell vergleichbares bei *Merluccius* ein Hemmungsband in der Rückwärtsbewegung des Palatinums bei der Suspensoriumsadduktion.

Der Orbitaboden wird vom Entopterygoid nur zu gut zwei Dritteln von rostral her bedeckt. Der caudale Rest des Bodens ist sehnig (Abb. 8: *Enpt*). Ein mäßig längsgefältelter Sehnenstreifen, der vom Parasphenoid zum Entopterygoid zieht, verschließt die Fissura infraorbitalis, den Längsschlitz also, der im Gaumen der Teleosteer im Zuge der sich in transversaler Richtung steigernden Splanchnokinetik auftrat (Abb. 5, 13: *XXI*). Der Sehnenstreif läuft auch noch medial am Palatinum ein Stück rostrad, vorbei an der Palatinumknorpelpfanne. Dabei wechselt er in seinem medialen Ansatz vom Parasphenoid auf die Seitenfläche des Lateralethmoides über, auf der er dann endet (Abb. 5, 13: *Le, XXI*). Damit beginnt er von rostral gesehen erst im letzten Viertel der Schnauzenlänge.

3.134 Die Opercularia

Operculum, Interoperculum und Suboperculum wirken als ein Kiemendeckel (Abb. 4, 5, 8, 13, 16: *Op, Iop, Sop*). Die Rostralkante dieser Funktionseinheit liegt der Hinterkante des Praeoperculums etwas von innen an und ist mit ihr sehnig beweglich verbunden (Abb. 5, 8, 13: *Pop, XXII*). Das Suboperculum ist aber erst weiter caudal zwischen Interoperculum und Operculum eingefügt. Am Ende der Ventralkante des Suboperculums endet auch die Branchiostegalmembran dorsal (Abb. 8, 9: *Bstm*). Die drei Opercularia dünnen ventral und caudal gewissermaßen häutig aus. Ihre Vorder- und Dorsalkanten sind jedoch verstärkt und dazu von außen noch durch caudo-ventrad ausstrahlende und miteinander anastomosierende Knochenbälkchenauflagerungen verfestigt (Abb. 5: *Op, Iop, Sop*). Diese versteifen auch teilweise die dünnen Flächen der Opercularia. Die caudalen Ränder sind jedoch schmiegsam dünn und wirken als Kiemendeckelvelum.

Das Operculum gelenkt mit elliptischer Gelenkpfanne am Processus opercularis des Hyomandibulares, der einen elliptischen Gelenkkopf

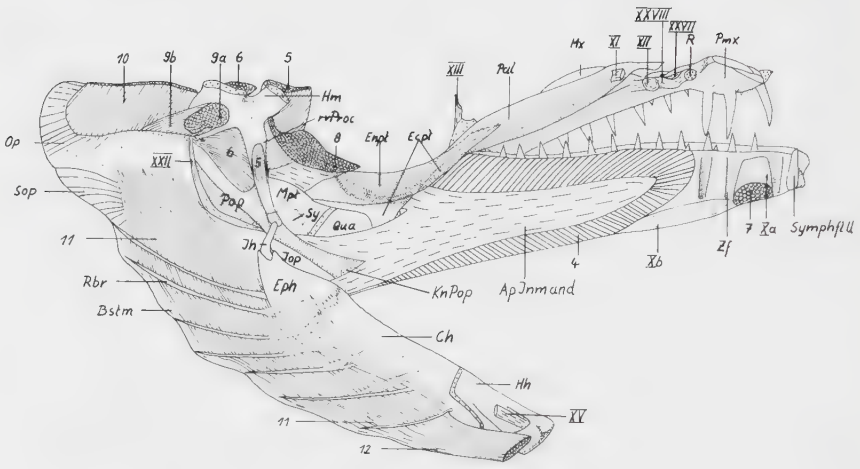


Abb. 8. *Aphanopus carbo:* Suspensorium, Kiefer, Opercularia, Hyalspange (Ceratohyalhebel und Interhyale) und Muskulatur von medial. Die knorplige Protuberanz des Unterkiefers ist entfernt und auch der extramandibuläre Teil des M. adductor mandibulae. Der Ceratohyalhebel ist gegenüber der Mandibel abgesenkt, die Mundbodenhautfalte zwischen beiden ist entfernt.

trägt. Die großen Achsen beider Ellipsen verlaufen von medio-ventral nach latero-dorsal unter einem Winkel von ca. 25 Grad gegen die Waagerechte.

Von der rostrad absteigenden Dorsalkante des Interoperculums zieht an das Angulare das Lig. interoperculo-mandibulare (Lig. mandibulo-operculare, Holmquist, 1910) caudal heran; es verläuft dabei rostro-ventrad (Abb. 17c, d: *XXXII, Iop*).

3.135 Der Ceratohyalhebel und das Interhyale

Der Hebel besteht in normaler Weise aus Hypohyale (zwei Knochen als Funktionseinheit), Ceratohyale und Epihyale (Abb. 8, 9, 16: *Eph, Ch, Hh*). In der Vertikalen ist er flächig ausgebildet. Sein caudaler Teil ist etwas elastisch laterad biegbar, weil hier der Hebel beträchtlich dünnflächiger ist als rostral. Die Sutur jedoch zwischen dem Ceratohyale und dem Epihyale ist durch Knochenbälkchen versteift. Die geknickte Synchondrose zwischen dem Hypohyale und dem Ceratohyale (Abb. 8: *Hh, Ch*) erlaubt dem Hypohyale eine — allerdings nur geringe — Drehung und Knickung mediad. Der Hebel trägt sieben nur dünne und kurze Radii branchiostegi (Abb. 8, 16: *Rbr*). Die rostralen drei Strahlen

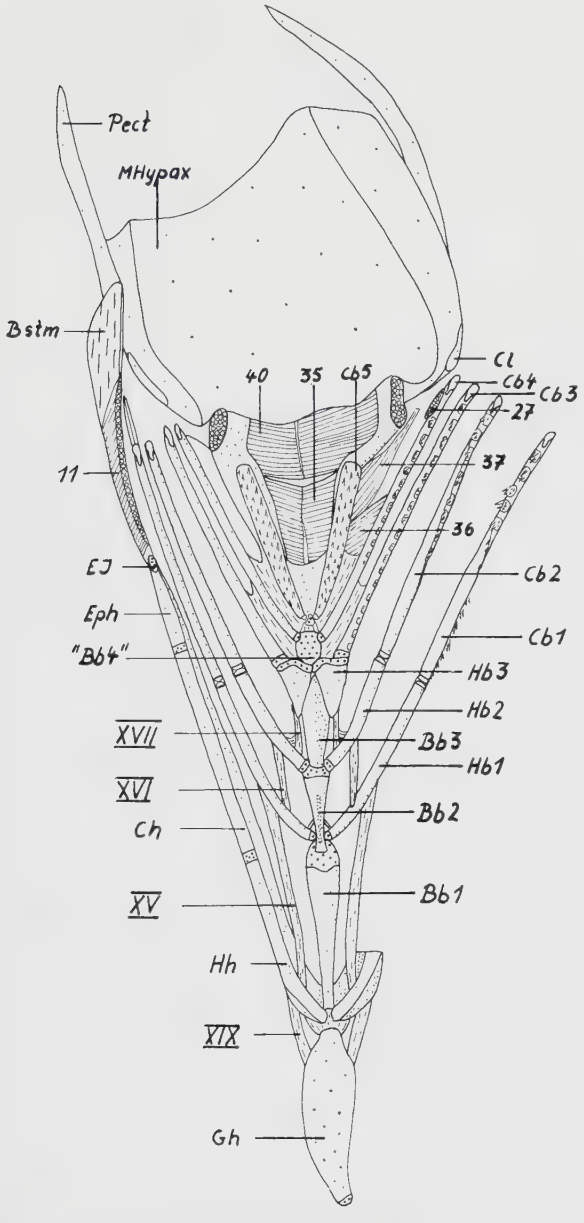


Abb. 9. *Aphanopus carbo:* Glossohyale und ventrales Skelett der Mundkiemenhöhle von dorsal; caudal mit Haut und Muskulatur, nur auf den Kiemenbögen der linken Seite sind die mit der Haut entfernbaren Zahnplättchen eingezeichnet. Links ist auch der Ceratohyalhebel abgeschnitten. Der Ceratohyalhebel der rechten Seite trägt caudal noch die Branchiostegalmembran mit dem M. hyohyoideus dorsalis.

liegen ihm angebändert medio-ventral an, die caudalen vier lateral, wie es für percomorphe Teleosteer typisch ist. Bei geschlossenem Maule liegen die Ceratohyalhebel mit leichter Lateradneigung ihrer Dorsalkanten in der Buchtung der Innenseiten der Mandibeläste. Sie liegen dabei der intramandibulären Portion des M. adductor mandibulae an. Im rostralen Drittel konvergieren die Mandibeläste stärker, und zwischen ihnen liegt dann nur noch das schlanke Glossohyale.

Das Epihyale trägt dorsal auf seiner Caudalspitze eine Gelenkpfanne für das Interhyale (Abb. 9: *EI*). Vor dieser Pfanne ist es stark sehnig mit der Dorsalkante des Interoperculums verwachsen.

Das Interhyale ist ein leicht gebogener, länglicher Knochen (Abb. 8, 16: *Ih*). Sein Basalteil ist keulenförmig verbreitert und sitzt als Gelenkkopf in der Epihyalpfanne. Es liegt kein Kugelgelenk vor; denn der Gelenkkopf ist nicht kugelförmig, und er zieht mit einem Auswuchs auf die Lateralseite des Epihyale. Da diese hier sehnig am Interoperculum angewachsen ist, zeigt das Interoperculum medial im Sehnengewebe die Druckstelle, wo ihm dieser Auswuchs angepreßt wird. Und hier verbindet ein straffes und sehr kurzes Ligament das Interhyale mit dem Interoperculum. Die Verbindung ist fest, so daß jeder Bewegung des Interoperculums das Interhyale folgen muß. Das Gelenk zwischen dem Interhyale und dem Epihyale wird sehr sicher durch das Sehnengewebe zusammengehalten. Dorsal ist das Interhyale von medial her mit elliptischem Gelenkkopf in das Suspensorium eingefügt: die Gelenkpfanne für den Ellipsenkopf wird vom untypisch gestalteten (Ausscheidung des Symplecticums aus dem Kieferstiel) intercalaren Knorpel gebildet. Sie liegt eingetieft zwischen dem Hyomandibularschaft, dem Praeoperculum und der Einheit aus Symplecticum und Metapterygoid. Starke, sehnige Verwachsung stellt auch hier wieder den gesicherten Zusammenhang des Gelenkes her (Abb. 8: *Ih, Hm, Pop, Mpt, Sy*). Während bei *Esox* das Interhyale bei geschlossenem Maul nahezu dorso-ventral steht (Kampf, 1961) und bei Absenkung der Ceratohyalhebel innerhalb der Möglichkeit seines Gelenkes am Suspensorium caudad geschoben wird, liegt es bei *Aphanopus* im gleichen Falle schon ventro-caudad gerichtet.

3.136 Zunge, Urohyale und Kiemenkorb

Während der dorsale Teil des Kiemenkorbes (die Epi- und Pharyngobranchialia) das Mundkiemenhöhlendach lediglich im Bereiche des Schädelgewölbes und noch caudal davon unter diesem spannt und stützt, greift der ventrale, caudal genauso weit reichende Teil rostrad bis etwa an das Ende der rostralen Hälfte des Ethmo-Vomer-Blockes vor. Der rostralen Hälfte des Ethmo-Vomer-Blockes und auch noch etwas den

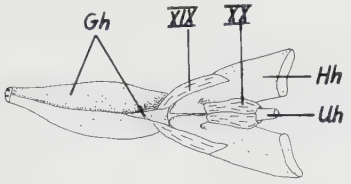


Abb. 10. *Aphanopus carbo*. Glossohyale mit den Rostralenden der Hypohyalia und des Urohyale von ventral.

rostral vor dem Neurocranium zusammenstoßenden Praemaxillen liegt dann ventrad das unbezahnte Glossohyale (Abb. 9, 10, 16: *Gh*) gegenüber. Es ist ein länglicher und horizontal flächig ausgebildeter Knochen. Auf seiner Ventralseite verläuft ein medianer Grat, der zum Caudalende hin breiter wird und seitlich zwei caudo-laterad gerichtete Ansatzflächen trägt, an denen zwei Ligamente ansetzen, die von den dorsalen Seitenflächen der Hypohyalia ausgehen (Abb. 9, 10, 16: *Gh, XIX, Hh*). Die Caudalfläche des Glossohyale verläuft rostro-ventrad und stellt eine Gelenkfläche dar mit zwei lateralen Pfannen und einem medianen, abgerundeten Grat. Bei geschlossenem Maule ist das Glossohyale leicht rostro-ventrad gerichtet. Es gelenkt mit zwei dorsalen und medialen Processus der Vorderenden der Hypohyalia (Abb. 9, 10: *Gh, Hh*).

Wie schon vorn erwähnt, besteht jedes Hypohyale aus zwei fest verwachsenen Knochen, die gemeinsam auch im folgenden als Hypohyale bezeichnet werden; denn die Zweiheit ist eine funktionelle Einheit. Die Hypohyalia (Abb. 8, 9, 10, 16: *Hh*) sind vertikal hohe Knochen mit abgerundeter Vorder-, Dorsal- und Ventralkante. In der Ruhestellung des Maulmechanismus liegen sie im Verbande der Ceratohyalhebel mit diesen leicht ventro-mediad um die Längsachse geneigt. Die Vorderkante verbreitert sich dorsad und bildet hier den dorsalen und medialen Processus, dessen ziemlich halbkugelige Vorderfläche so, wie die des entsprechenden Processus des zweiten Hypohyale, als Gelenkkopf für das Glossohyale dient. Die Vorderenden der Hypohyalia biegen etwas rostro-mediad um und stoßen mit ihren medialen Processus zusammen. Diese sind sehnig-knorpelig miteinander verbunden. Wegen ihrer leichten Neigung um die Längsachse liegen die Vorderenden der Hypohyalia erst wieder ventral aneinander, während in die Lücke unter den Processus das Basibranchiale 1 (Abb. 9, 14: *Hh, Bb 1*) stößt, wo es sehnig befestigt ist. Die Vorderecken der Ventralkanten der Hypohyalia tragen kleine, caudo-ventrad gerichtete Processus, die in der Ruhe lose parallel aneinander liegen (Abb. 10: *Hh*). An ihnen setzen zwei Ligamente an (Abb. 10: *XX*), die das Urohyale mit den Hypohyalia verbinden. Das

Urohyale liegt rostro-dorsad ansteigend ventral und median im Isthmus. Es beginnt rostral wenig hinter und unter den Vorderenden der Hypohyalia. Während das Urohyale in seiner rostralen Hälfte ein dünner, runder Stab ist, dessen Rostralende zu einem kleinen Kopf anschwillt, von dem die beiden im Verhältnis zu ihm starken Ligamente entspringen (Abb. 10: *Uh, XX*), ist die Caudalhälfte flächig in der Vertikalen ausgebildet. Die Caudalkante des Urohyale verläuft von ventral dorso-caudad, wobei sie die sehnige Schultergürtelsymphyse von dorsal und rostral her übersteigt. Medial und dorsal vom rostralen Ansatz der Urohyalligamente an den Hypohyalia setzt je ein kurzes Ligament an, das dorsad aufsteigt und sich ventro-lateral am Vorderende des Basibranchiale 1 befestigt.

Auf das Basibranchiale 1 folgen die langen, schlanken Basibranchialia 2 und 3; alle sind miteinander durch Synchondrosen verbunden (Abb. 9, 14: *Bb 1 - 3*). Die Hypobranchialia 1 artikulieren in einer Pfanne des Basibranchiale 2 (Abb. 9, 14: *Hb 1, Bb 2*). In gleicher Weise gelenken die kürzeren Hypobranchialia 2 am Basibranchiale 3 (Abb. 9, 14: *Hb 2, Bb 3*). Das Basibranchiale 3 ist in der Dorsalansicht lanzettförmig, und seine Spitze läuft caudo-ventrad in einem Knorpelzapfen aus. Dieser liegt von ventral der ventro-caudad verlaufenden Vorderfläche eines unpaaren Knorpelstückes an, das die Reihe der Basibranchialia caudal abschließt. Die Hypobranchialia 3 (Abb. 9, 14: *Hb 3*) sind horizontal abgeflacht und nicht mehr frei beweglich wie die Hypobranchialia 1 und 2; denn sie sind mit dem Basibranchiale 3 seitlich fest bindegewebig verbunden. Ihre Vorderenden liegen ventral von der rostralen Hälfte des Basibranchiale 3, sie sind in der Dorsalansicht also nicht zu sehen, und diese Vorderenden sind lose sehnig miteinander verbunden. Während der caudale Innenrand der Hypobranchialia straff sehnig mit dem Knorpelzapfen des Basibranchiale 3 verbunden ist (Abb. 14: *Hb 3, XXIII*), greift an ihren Vorderenden von ventral der Musculus sternohyoideus mit einer umgekehrt Y-förmigen Sehne an und umgibt sie kappenförmig (Abb. 14: *39, XXIV*). Dieses Sehnengewebe greift auch über auf die Hypobranchialia 2.

Das unpaare mediane Knorpelstück (Abb. 9, 14: „*Bb 4*“) hinter dem Basibranchiale 3 wird betrachtet als Verschmelzung (Allis für *Scomber*, 1903) der beiderseitigen Hypohyalia 4, weil an ihm latero-caudal die Ceratobranchialia 4 synchondrotisch artikulieren. An der ventralen Hinterseite des Knorpelstückes sind die knorpelig verbundenen Spitzen der Ceratobranchialia 5 befestigt. Die Ceratobranchialia 5 (Abb. 9, 15: *Cb 5*) sind länglich und mit medio-caudad gekrümmten Kegelzähnchen versehen.

Die Kiemenbögen 1 bis 4 sind dünne, elastische Spangen, die von dicker und recht zäher Haut umhüllt sind. Während die Ceratobran-

chialia 1 und 2 mit ihren Hypobranchialia synchondroseähnlich verbunden sind, gelenken die Ceratobranchialia 3 am lateralen Teil der Caudalkante der Hypobranchialia 3 in einer elliptischen Pfanne (Abb. 9, 14: *Cb 1 - 4*). Die große Achse dieser Pfanne verläuft quer zur Längserstreckung der Reihe der Basibranchialia und dabei von medial lateroorostrad. Die Ceratobranchialia und Epibranchialia der vier Bögen gelenken ebenfalls mit Ellipsengelenken, deren große Achsen so verlaufen, wie die des Gelenkes zwischen dem Hypobranchiale 3 und dem Ceratobranchiale 3, allerdings liegen diese Gelenke höher, da die Ceratobranchialia geschwungen verlaufen und leicht caudad ansteigen. Sie liegen miteinander etwa auf gleicher Höhe, sind jedoch von außen nach innen leicht caudad versetzt. Die Hypo- und Ceratobranchialia dagegen steigen stärker dorsad auf und biegen wieder rostro-mediad, das heißt, die Kiemenbögen konvergieren dorsal wie ventral rostro-mediad. Besonders aber ventral laufen die Kiemenbögen im Zusammenhang mit der Ausbildung der Schnauze spitz aufeinander zu.

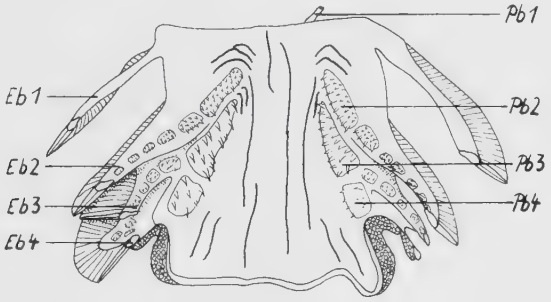


Abb. 11. *Aphanopus carbo:* Dorsale Schlundknochen (Pharyngobranchialia) in der Haut des Daches der Mundkiemenhöhle mit den Dorsalenden der Epibranchialia von ventral.

Das äußerste Epibranchiale (Abb. 11, 12, 15: *Eb 1 - 4*) ist das längste, das innerste das kürzeste. Die Länge der Kiemenspalten nimmt ventral von außen nach innen stark ab, und auch dorsal greift die erste Kiemenspalte am weitesten rostrad vor, während die fünfte Kiemenspalte nicht einmal nach dorsal reicht, sondern rein ventral und dabei außen von den unteren Schlundknochen verläuft (Abb. 9, 11).

Drei Paar Ligamente verlaufen annähernd in der ventralen Kiemenkorbmediane (Abb. 9, 14: *XV, XVI, XVII*). Das erste und am weitesten lateral liegende verbindet die Hypohyalia und Hypobranchialia 1 auf

jeder Seite, das zweite die Hypobranchialia 1 und 2 und das dritte die Hypobranchialia 2 und 3. Jedes folgende Ligament ist dabei der Mediane mehr genähert als das voraufgehende, und so liegen die Ligamente des dritten Paares schon dem Basibranchiale 3 seitlich an. Die beiden vorderen Paare aber überbrücken frei die Abstände der Bögen. Auch ist das erste Paar das längste und das dritte Paar das kürzeste. Die Längen verhalten sich etwa wie 5 : 2 : 1 (Abb. 9: *XV, XVI, XVII*). Die Basen der Ceratobranchialia 3, 4 und 5 sind auf längerer Strecke bindegewebig miteinander verbunden (Abb. 9: *Cb 3 - 5*).

Tief schneidet die erste Kiemenspalte dorsal hinter dem Hymandibulare ein, gestützt vom Epibranchiale 1, dessen dorsale Hälfte etwa auf der Höhe des Parasphenoids seitlich am Schädel auf die Orbitarückwand zuläuft. Dort gelenkt dann seine rostrale Spitze mit dem stäbchenförmigen, aufwärtsgerichteten Pharyngobranchiale 1 (Abb. 11, 12, 15: *Pb 1*), das im Hinterrand der Orbita liegt und oberhalb des aufsteigenden Paraspenoidflügels sehnig am Prooticum aufgehängt ist. Das Pharyngobranchiale 1 ist so besonders laterad und caudad beweglich. Das Epibranchiale 1 als seitlichstes der vier Epibranchialia liegt auch höher als die restlichen drei, die tiefer, aber miteinander auf gleicher Höhe, mit ihren dorsalen Enden etwa in der Ebene der dorsalen Schlundknochen verlaufen. Medial vom Epibranchiale 1, jedoch etwas weiter ventral, liegt das Pharyngobranchiale 2 (Abb. 11, 12: *Pb 2*). Es ist bezahnt und durch einen ligamentähnlichen Knorpelstrang (Allis, 1903, homologisiert ihn für *Scomber* mit einem Suprapharyngobranchiale 2) mit einem dorsalen Processus des Epibranchiale 1 verbunden (Abb. 12: *lKn, Pb 2, Eb 1*). Das Epibranchiale 2 gelenkt am Caudalende des Pharyngobranchiale 2 und zugleich mit seinem Knorpelkopf seitlich am medial verlaufenden Pharyngobranchiale 3 (Abb. 12: *Eb 2, Pb 2,*

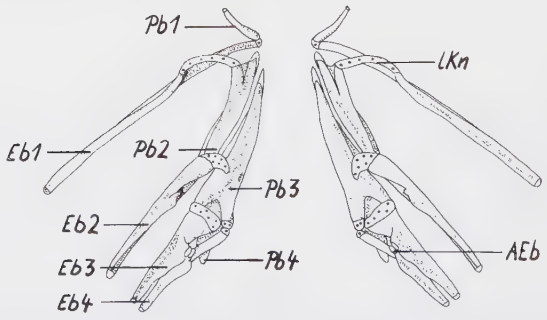


Abb. 12. *Aphanopus carbo:* Die Pharyngobranchialia mit den Epibranchialia von dorsal.

Pb 3). Das Pharyngobranchiale 3 (Abb. 11, 12: *Pb 3*) ist rostral mit dem Pharyngobranchiale 2 sehnig verbunden. Das Pharyngobranchiale 3 trägt Zähne nur längs seiner vorderen stabförmigen Ventralseite. An den lateralen zwei Dritteln der Caudalfläche des Pharyngobranchiale 3 artikuliert das Epibranchiale 3 mit seinem Knorpelkopf (Abb. 12: *Pb 3, Eb 3*). Wenig dahinter ist das Epibranchiale 3 mit dem Epibranchiale 4 in einer dorsalen Apophyse verbunden (Abb. 12: *AEb*). Unterhalb des Gelenkes des Pharyngobranchiale 3 mit dem Epibranchiale 3 tritt das Pharyngobranchiale 4 knorpelig, jedoch nicht gelenkend, an das Pharyngobranchiale 3 heran und bildet mit ihm eine bezahnte Funktionseinheit (Abb. 11, 12: *Pb 4*). Das Epibranchiale 4 schließlich gelenkt mit seinem Knorpelkopf am medialen Drittel der Caudalfläche des Pharyngobranchiale 3, und nach ventral gelenkt dieser Kopf auf dem Pharyngobranchiale 4 (Abb. 12: *Eb 4, Pb 3, Pb 4*). Der Bezahnung der Schlundknochen schließen sich Zahnplättchen an, die sich auf der Unterseite der dorsalen Vorderenden der Epibranchialia befinden (Abb. 11). Diese Vorderenden der Epibranchialia 2, 3 und 4 sind jeweils rostral sehnig miteinander verbunden, so daß sie den Schlundknochen enger anliegen. Im übrigen tragen die Vorderseiten der Epibranchialia und Ceratobranchialia auf ganzer Länge solche in die Haut eingelagerte Zahnplättchen, die hier aber kleiner sind, jedoch einzelne, stärkere Spinen tragen (Abb. 9: *Cb 1 - 4*). Diese sind unbeweglich und am längsten in der caudalen Hälfte der Ceratobranchialia und der ventralen Epibranchialia. Diese Dornen sind spitz, jedoch wesentlich kleiner als die Zähne der Kiefer. Sie nehmen von außen nach innen an Größe ab.

Die länglich ausgebildeten dorsalen Schlundknochen beider Seiten sind durch einen breiten Raum voneinander getrennt, der caudal am breitesten ist, da die Schlundknochenreihen caudad divergieren (Abb. 11, 12: *Pb 2 - 4*). Und auch die unteren Schlundknochen, die nicht miteinander verwachsen sind, divergieren caudad (Abb. 9: *Cb 5*).

3.137 Der Schultergürtel

Schon Holmquist (1910) hat in seiner Arbeit über den Absenkmechanismus des Unterkiefers bei den Teleostei hervorgehoben, daß bei dessen Aktivierung auch das Neurocranium angehoben werden kann, und daß die hinter dem Schultergürtel gelegene Rumpfmuskulatur dabei den Schultergürtel retrahiert. Auch Tschernavin geht darauf ein (1948, 1953). Für die Aktivierung und auch für die Rückläufigkeit des ganzen Mechanismus ist von Bedeutung, daß der M. sternohyoideus an der Rostralkante des Cleithrums inseriert.

Jede Spange besteht bei *Aphanopus*, wie bei den meisten Teleosteern, aus dem Posttemporale, dem Supracleithrum und dem winklig gebogenen und vergrößerten Cleithrum. Caudo-ventral ist jeder Spange ein nadelartiges Postcleithrum (Abb. 16: *Pcl*) angefügt, das frei in der hypaxonischen Rumpfmuskulatur endet.

Über die Posttemporalia sind die Spangen am Neurocranium aufgehängt, während sie ventral in einer syndesmotischen Symphyse der Cleithravorderenden miteinander verbunden sind.

Das Posttemporale liegt bei *Aphanopus* der Rumpfmuskulatur horizontal auf (Abb. 2, 4, 5, 13, 16: *Ptp*); über das Posttemporale tritt der Rumpfseitenlinienkanal an das Neurocranium heran, und er durchbohrt hier, bevor der praeoperculare Kanal des Kopfseitenliniensystems von ihm abzweigt, ein kleines Knöchelchen, das rostral vor dem Posttemporale in die Haut eingebettet ist. Dieses Knöchelchen (Abb. 2, 4, 5, 16: *Esc*) ist also ein Seitenlinienkanalknöchelchen (Goodrich, 1909; 1930) und soll hier als Extrascapulare (Allis, 1903 für *Scomber*) bezeichnet werden (Für Synonyme siehe Harder, 1964, S. 250, 258). Das Posttemporale ist durch einen vorderen Rostralprocessus, der in der Rumpfmuskulatur an das Neurocranium zieht, sehnig mit dem Epioticum verbunden. Über einen zweiten, längeren Rostralprocessus, der vom Posttemporale caudo-ventral entspringt und ebenfalls die Rumpfmuskulatur durchsetzt, ist es sehnig an der kleinen Dorsalfläche des Opisthoticums befestigt. Die epaxonische Stamm-Muskulatur (Abb. 4, 5, 16: *MEpax*), die sich rostro-dorsad verjüngt und am Neurocranium caudal und caudo-dorsal ansetzt, inseriert auch an der Unterseite des Posttemporales.

Das messerschneidenförmige Supracleithrum (Abb. 16: *Scl*) ist mit dem Caudalende des Posttemporales sehnig verbunden. Dem Supracleithrum liegt von medial das stabförmige Dorsalende des Cleithrums (Abb. 16: *Cl*) an. Sein Dorsalende ist mit dem Ventralende des Supracleithrums auf längerer Strecke durch Sehnengewebe beweglich verbunden.

Von der Medialseite des Supracleithrums entspringt etwas unterhalb der Mitte ein starkes, strangartiges Ligament, das auch als Baudelots Ligament bekannt ist (Greenwood, Rosen, Weitzman und Myers, 1966). Dieses Ligament umfaßt das Cleithrum von caudal und dringt mediad in die Rumpfmuskulatur ein (Abb. 16: *XXV, MEpax*). In dieser verläuft es rostro-ventrad und dabei mediad und inseriert, nachdem es aus der Rumpfmuskulatur wieder herausgetreten ist, lateral am Basioccipitale.

Da die Schultergürtelspangen den Schlund umgeben, ist ihre Dehnbarkeit für das Verschlingen größerer Beutetiere unmittelbar von Bedeutung. Weil aber die Spangen in einer nicht dehnbaren, sehnigen

Symphyse ventral miteinander verbunden sind und die Schlunderweiterung dorsad durch die Wirbelsäule begrenzt ist, ist die Schlundweite letztlich von der Seitwärtsbewegung der Spangen und von ihrer Möglichkeit zur Verlängerung abhängig.

Die Seitwärtsbewegung der Spangen kann bei *Aphanopus* nur passiv erfolgen, weil eine spezielle Muskulatur dafür nicht ausgebildet ist. Ein M. trapezius (M. protractor pectoralis, Rauther, 1937, aus Thiele, 1963), der für eine Spreizung der Spangen in Frage kommen könnte, ist bei *Aphanopus* nicht ausgebildet. Bei *Aphanopus* werden die Spangen des sekundären Schultergürtels wohl hauptsächlich durch die Arbeit des Schlundknochenapparates seitwärts gedehnt, wenn dieser die erfaßte Beute in den Schlund hineinstößt (Andrijaschew, 1945). Hierbei erlaubt insbesondere die Beweglichkeit zwischen dem Cleithrum und dem Supracleithrum auch eine Verlängerung der Spangen ventrad. Diese Verlängerung kann auch aktiv bewirkt werden durch die seitliche Rumpfmuskulatur, die medial am Cleithrum ansetzt (Abb. 16: *MHypax*).

Ihr mögliches Ausmaß erscheint dabei keineswegs als exzessiv, wie man es für manche Tiefseefische (etwa *Chiasmodon*) aber annehmen muß.

Neben den vorn angeführten „biologischen Rollen" (Bock und von Wahlert, 1965) des sekundären Schultergürtels im Nahrungserwerbs- und Atmungsapparat der Teleosteer soll hier noch erwähnt werden, daß bei *Aphanopus* die unteren Schlundknochen — wieder ganz teleosteerhaft — über die Mm. pharyngoclaviculares externus und internus mit dem Cleithrum verbunden sind.

3.2 Zur Myologie

3.21 Die Muskulatur des Kieferbogens

Entfernt man die schwarze, oberflächliche Hautschicht der Kopfseitenwand im postorbitalen und suborbitalen Bereich des Suspensoriums, dann findet man diese Fläche von einer starken, weißlichen Haut bedeckt. Diese verdeckt die hier vorhandenen Muskeln völlig und entspricht vermutlich dem Stratum compactum (Harder, 1964) des Coriums. Sie kommt als Bedeckung der Stamm-Muskulatur von caudal an den Schädel und überzieht die Supratemporalgruben, indem sie die Epioticalkämme und die daran anschließenden Posttemporalia beider Seiten miteinander verbindet. Dann überzieht sie auf jeder Seite die Temporal- und die Dilatatorgruben und geht auf die Kopfseitenwand über (Abb. 2: *XVIII*). Sie umläuft dann sehnig die Orbita (Abb. 5: *VIII*). Vor dem Auge bedeckt diese starke Hautschicht den ungewöhnlich langen Nasenraum und überzieht das Lacrimale von außen, an dem sie erst ventrolateral ansetzt. Es bleibt hier also außen vom Lacrimale eine blinde Aussackung des Nasenraumes bestehen (Lacrimalsack nach Holl und Meinel, 1968). Ventral vom Lacrimale geht die betrachtete Hautschicht in die maxil-

lare Hautfalte über, die hier den „neuen" Oberkiefer mit dem „alten" Oberkiefer und mit dem Unterkiefer verbindet. Sie setzt dabei am Processus coronoideus der Mandibel und mit dem in sie eingebetteten Lig. primordiale auf der Außenseite des Articulare an. Dahinter setzt sich die Hautschicht als Haut der Kopfseitenwand im suborbitalen und postorbitalen Kopfbereich fort. Sie ist dabei am oberen Seitenrand der Articularpfanne des Unterkiefers festgewachsen, wie auch an der verstärkten Rostralkante der ventralen Hälfte des Praeoperculums. Dorsal davon setzt sie am caudalen Rand der flächigen, dorsalen Hälfte des Praeoperculums an. Nachdem sie noch an der Dorsalkante des Operculums außen caudad gelaufen ist, wodurch sie auch den M. levator operculi bedeckt, geht sie auf das Dach des Schädelgewölbes über.

Entfernt man nun diese starke Hautfläche im postorbitalen und suborbitalen Bereich der Kopfseitenwand, so findet man eine einheitliche Schicht des Musculus adductor mandibulae, die diesen suspensorialen Bereich ganz bedeckt, nur dorsal des Operculums tritt noch der M. levator operculi zutage (Abb. 4, 5: *1, 10*).

Der Kieferschließmuskel besteht bei *Aphanopus* aus den für Teleosteer typischen zwei Hauptteilen (Holmquist, 1911), dem suspensorialen und dem intramandibulären. Die Trennung des suspensorialen Teils des M. adductor mandibulae in die Portionen A_1, A_2 und A_3 (Vetter,1878) ist nicht vollkommen (Abb. 13: *1, 2, 3*). Die Differenzierung dieses Muskels bei den Teleosteern führt oft dazu, daß die Portion A_1 eine Insertion am Oberkiefer gewinnt (Lubosch, 1938) und das als Teil des Adductors des Unterkiefers. Bei *Aphanopus* aber zieht keine Portion ausgesprochen zum Oberkiefer, abgesehen davon, daß einige Sehnenfasern von der Medialseite der großen oberflächlichen Schicht aus in das Ligamentum primordiale übergehen; der Adductor wirkt hier nur als Adductor mandibulae.

Die große, oberflächliche Schicht des M. adductor mandibulae wird bei *Aphanopus* von medial her vom Ramus maxillaris inferior Trigemini durchbohrt (Abb. 13: *1, RT*). Sie könnte also der Portion A_1 Vetters entsprechen. Ihre äußere Fascie ist zum Teil zu starken Sehnenzügen verdichtet, die in Richtung der Muskelfasern verlaufen (Abb. 5: *1*). Die Muskelschicht entspringt dorsal auf dem Schädel an dem Kamm, der die Dilatatorgrube medial begrenzt (Abb. 4, 5, 13, 16: *1*). Sie zieht dann laterad über den in dieser Grube annähernd längs verlaufenden M. dilatator operculi hinweg und geht auf die Kopfseite über. Hier begrenzt sie zusammen mit dem M. adductor arcus palatini und dem M. levator arcus palatini, der medial von ihr verläuft, die Orbita caudal und allein auch von ventral (Abb. 5: *1, 8*; Abb. 13: *1, 5, 8*). Weiterhin entspringt sie ganz oben an der Praeoperculum-Rostralkante und von der Caudalkante der dorsalen, verbreiterten Fläche des Praeoperculums (Abb. 5, 13: *1*). Zwischen diesen beiden Ursprüngen liegt sie mit einer medialen Sehnenfläche dem M. dilatator operculi lose auf, der hier medial vom

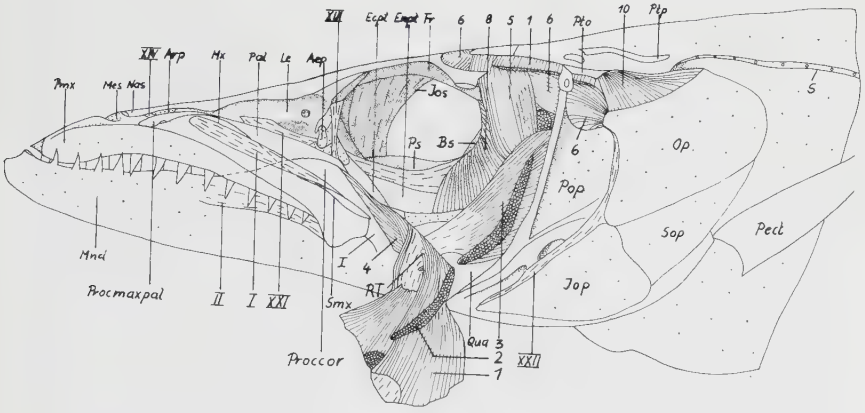


Abb. 13. *Aphanopus carbo:* Kopf mit Vorderrumpf von lateral; die starke Haut der Kopfseitenwand und die Circumorbitalia sind entfernt. Der extramandibuläre Teil des M. adductor mandibulae ist bis auf die tiefste Schicht herausgelegt, um weitere Muskeln freizulegen.

Praeoperculum caudo-ventrad verläuft (Abb. 13: *1, 6*). Schließlich entspringt sie noch von den dorsalen zwei Dritteln der Rostralkante der ventralen Hälfte des Praeoperculums. Die Zugrichtung der Muskelfasern dieser großflächigen Schicht ändert sich entsprechend den Ursprüngen (Abb. 5: *1*). Die dorsalen und rostralen Fasern verlaufen steil rostro-ventrad, die hinteren dorsalen Fasern und die des mittleren Drittels der Schicht verlaufen viel weniger steil rostro-ventrad, und die Fasern des ventralen Drittels ziehen kaum noch ventrad, aber rostrad. Wo diese oberflächliche Muskelschicht die Orbita hinten und unten umläuft, trägt sie auf ihrer Medialseite eine große Aponeurose, an der ihre Fasern inserieren. Rostral geht diese starke Aponeurose in eine gewaltige Aponeurose, die sich auf der Medialseite der intramandibulären Adductorportion befindet, über (Abb. 8: *ApInmand*).

Eine zweite Schicht des M. adductor mandibulae entspringt medial der oberflächlichen Schicht von der Vorderseite der verstärkten Rostralkante des Praeoperculums und zugleich von der lateralen, vertikalen Hälfte der Vorderseite des Hyomandibularschaftes (Abb. 13: *2*). Ihre Fasern verlaufen parallel zu denen des mittleren Drittels der oberflächlichen Schicht rostro-ventrad. Diese Schicht tritt sehnig und mit ihren Fasern von medial, ventral und caudal an die Aponeurose der oberflächlichen Schicht heran. Weil die zweite Schicht hier medial und ventral vom Ramus maxillaris inferior Trigemini liegt, der die Aponeurose von medial her durchbohrt, könnte sie der Portion A_2 Vetters entsprechen (Abb. 13: *RT, 2*). Sie ist jedoch mit der oberflächlichen Schicht

rostral verwachsen; denn ihre Fasern gehen auf deren Aponeurose über und auch auf die äußere Sehnenbedeckung der oberflächlichen Schicht.

Eine dritte Schicht (Abb. 13: *3*) kann wegen ihrer Lage und ihrer sehnigen Insertion innen am Articulare oberhalb des Endes des Meckelschen Knorpels als Portion A_3 Vetters angesprochen werden. Sie entspringt parallel zur Schicht A_2, aber medial von ihr, von der inneren, vertikalen Hälfte der Vorderseite des Hyomandibularschaftes und vom Metapterygoid, das ja hier hoch am Hyomandibularschaft hinaufzieht. Diese Schicht liegt als Muskelbauch nur der Seitenfläche des Metapterygoides an, dann aber zieht sie mit sich rostral verschmälernder Sehne an die mediale Aponeurose der Schicht A_1 heran. Dort ist sie mit ihrer Vorderkante angewachsen, löst sich jedoch ventral dieser Verwachsungsstelle wieder ab und läuft steil an der Innenseite des Articulare hinab zu ihrer Insertionsstelle über dem Ende des Meckelschen Knorpels.

Der intramandibuläre Hauptteil des M. adductor mandibulae ($A\omega$ Vetters) ist mächtig ausgebildet (Abb. 8: *4*). Er füllt die Innenseite der Mandibel zu gut zwei Dritteln aus. Seine Fasern entspringen vom verstärkten Dorsalrand des Articulare und Dentale, weiterhin von einer Strebe, die vom Articulare und Dentale gebildet wird und unter dem Meckelschen Knorpel entlangläuft, und schließlich entspringen seine Fasern noch vom ventralen Rand des Dentale, wobei sie auf die hier stark sehnige Haut übergreifen, die die Mandibel ventro-medial bekleidet. Die intramandibuläre Portion endet rostral etwa da, wo das hinterste Fangzahnpaar der Praemaxillaria zwischen die Unterkieferäste greift (Abb. 8: *4, Zf*). Hier entspringen die vordersten Fasern in schräger Linie am Dentale. Zwischen den Ursprungsgebieten liegt der Muskel den inneren Mandibelwänden lose an. Seine Fasern inserieren auf seiner schon erwähnten, gewaltigen medialen Aponeurose (Abb. 8: *ApInmand, 4*). Die oberen Fasern ziehen von der Aponeurose aus rostro-dorsad, die mittleren etwa rostrad und die ventralen rostro-ventrad. Kurz vor dem Unterkiefergelenk wird die Aponeurose von den Muskelfasern frei und läuft als mächtige Sehne, die sich aber verjüngt, caudad. Diese Sehne überquert das Quadratum medial wenig oberhalb des Gelenkkopfes und inseriert am Quadratumhinterrand und auf dem Symplecticum (Abb. 8: *Qua, Sy, ApInmand*). Unterhalb dieser Sehne ziehen vom unteren Hinterrand der Aponeurose aus viele Sehnenstränge in lockerer Verbindung als breite Sehne über das Unterkiefergelenk medial hinweg und setzen medial auf dem Interoperculum rostro-ventral an (Abb. 8: *Iop, ApInmand*). Sie laufen dabei auch medial am caudalen „Gleitflächengelenk" des Unterkiefers (das mit dem eigentlichen Unterkiefergelenk auf den Seiten 278 und 279 beschrieben worden ist) und am Ligamentum interoperculo-mandibulare (Lig. mandibulo-operculare Holmquist, 1910) vorbei. Diese Sehnenstränge sind von der Haut,

die von der Mandibelinnenseite auf das Interoperculum zieht, nicht nur dadurch abgesetzt, daß sie von der Aponeurose ausgehen, sondern auch dadurch, daß sie auf der Innenseite des Vorderendes des Interoperculums ansetzen, während die Haut auf dem Interoperculum auch caudad zieht.

Dorsal davon tritt aber diese Aponeurose mit vertikal hohem Zuge zwischen dem Articular-Hinterrand und dem Ectopterygoid-Vorderrand hindurch (Abb. 8: *ApInmand*). Sie geht so auf die Außenseite des Suspensoriums und völlig kontinuierlich in die mediale Aponeurose der extramandibulären Adductorportion über.

Da das Quadratum durch die Aponeurose der intramandibulären Portion des M. adductor mandibulae von rostral her auf seiner Medialseite überzogen wird und auf seiner Lateralseite von der Aponeurose der suspensorialen Portion A_1 des M. adductor mandibulae, die hier in die vorgenannte übergeht, erhält die Mandibel eine Führung am Quadratum (Abb. 8: *Ecpt, Qua, ApInmand*).

Der Kieferschließmuskel ist bei *Aphanopus* kräftig ausgebildet. Seine intramandibuläre Portion erfüllt die große Mandibel weitgehend. Von den extramandibulären Portionen hat die oberflächliche Schicht (A_1) ihren Ursprung teilweise auf das Schädeldach ausgedehnt, wie auch bis an die Caudalkante des Praeoperculums. Hier inserieren ihre Fasern auch zum Teil an der starken Haut der Kopfseitenwand. Die Wirkung aller Muskelportionen ist bei *Aphanopus* vereinigt, weil sie — wie beschrieben — sehnig miteinander verbunden sind. Der gesamte Muskel wirkt als reiner Adductor mandibulae, da eine wirksame Insertion am Maxillare, die bei Teleosteern häufig ausgebildet ist (Vetter, 1878; Eaton, 1935; Lubosch, 1938), nicht vorhanden ist.

Der M. levator arcus palatini wird von der oberflächlichen Schicht des M. adductor mandibulae bedeckt und erst nach ihrer Entfernung sichtbar (Abb. 4, 13, 16: 5). Er entspringt am Neurocranium an der Außenkante und auf der Unterseite des Sphenoticums (Abb. 4, 13: 5). Seine Vorderfläche bildet mit der der oberflächlichen Schicht des M. adductor mandibulae und mit dem M. arcus palatini die muskulöse Rückwand der Orbita (Abb. 13: *1, 5, 8*). Die Hinterfläche des Muskels umfaßt dorsal die Vorderkante des Hyomandibulares, wobei sie auf der Außenseite des Hyomandibulares weiter caudad greift als auf der Innenseite (Abb 8: *5, Hm*). An der ventro-caudad verlaufenden Vorderkante des vorderen Gelenkkopffortsatzes des Hyomandibulares inseriert der M. levator arcus palatini sehnig. Der dorsal im Querschnitt starke Muskel verjüngt sich ventrad und inseriert dorsal auf der Kante des Metapterygoids (Abb. 16: *5, Mpt*), die hoch an dem Hyomandibularschaft hinaufzieht, und auf dem medial davon verlaufenden, ventrad gerich-

teten rostralen Hyomandibularfortsatz, der von medial dem Metapterygoid angewachsen ist. Ferner tritt eine kleine Portion des M. levator arcus palatini durch die schlitzförmige Öffnung zwischen dem Metapterygoid und dem erwähnten Hyomandibularfortsatz hindurch und inseriert auf dem Hyomandibularschaft medial (Abb. 8: *rvProc, Mpt, 5*). Die Fasern des Muskels verlaufen bei adduziertem Suspensorium schräg ventro-caudad und leicht mediad.

Der M. dilatator operculi füllt die Dilatatorgrube auf dem Dach des Schädelgewölbes ganz aus (Abb. 4, 5, 13, 16: *6*). Er entspringt von der Vorderwand und der inneren Längswand dieser Grube. Seine Fasern ziehen dann caudo-laterad und ventrad zwischen der vorderen und hinteren Pfanne des Cranio-Hyomandibulargelenkes hindurch (Abb. 8, 16: *6, Hm*), über das Hyomandibulare hinweg, innen an der dorsalen Spitze des Praeoperculums vorbei (Abb. 16: *6, Hm, Pop*), und sie inserieren sehnig außen am kurzen Gelenkfortsatz des Operculums Abb. 4: *6i*). Hier im Bereich zwischen dem Hyomandibulare und dem Praeoperculum ist der Muskel flach und hoch. Seine Fasern treten von medial und caudal an die Insertionssehne heran. Von ventral und medial aber treten an diese Sehne Muskelfasern heran, die an der Verwachsungsnaht zwischen der Innenseite der Praeoperculum-Rostralkante und dem Hyomandibularschaft und von dessen Rückseite unterhalb des Processus opercularis des Hyomandibulares entspringen. Sie gehören zu einer beträchtlichen Muskelportion, die die Grube auf der Medialseite der dorsalen Praeoperculumfläche erfüllt (Abb. 8: *6, Pop, Hm*) und mit einer eigenen Sehne auf der Außenseite des Gelenkfortsatzes des Operculums inseriert, und zwar unterhalb der Insertionssehne des dorsalen Dilatators. Ihre Fasern laufen von der Sehne aus leicht mediad und ziehen zu ihrem Ursprung auf der Medialseite des Praeoperculums rostro-dorsad, rostrad und rostro-ventrad. Funktionell ist diese Portion eindeutig ein M. dilatator operculi, und der Zusammenhang der beiden hier beschriebenen Muskelportionen spricht zumindest nicht gegen die Schlußfolgerung, daß hier der M. dilatator operculi in ungewöhnlicher Weise seinen Ursprung zum Teil auf der Innenseite des Suspensoriums nimmt. In viel geringerem Maße entspringt auch bei *Esox* ein Bündel des M. dilatator operculi von der Innenseite des Praeoperculums, das von Vetter (1878) beschrieben worden ist als akzessorisches Bündel Do_{β} des M. dilatator operculi. Ungewöhnlich ist auch, daß bei *Aphanopus* der dorsale Ursprung des M. dilatator operculi von der oberflächlichen Schicht des M. adductor mandibulae verdeckt ist (Abb. 4: *1, 6*).

Die weiteren Opercularmuskeln werden gemäß den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie (Lubosch, 1938) bei der Muskulatur des Hyoidbogens behandelt.

Zur Muskulatur des Kieferbogens gehört noch der M. intermandibularis. Dieser befindet sich als quer verlaufender Muskel in der Unterkieferspitze und nur wenig hinter der Symphyse der beiden Mandibeläste. Der Muskel ist nicht kräftig ausgebildet (Abb. 8: 7).

3.22 Die Muskulatur des Hyoidbogens

Der M. adductor arcus palatini entspringt im caudalen Drittel der Orbita an der Seitenfläche des Parasphenoids (Abb. 5, 13: *Ps, 8*) und am dorsad gerichteten Parasphenoidflügel, sowie darüber von der vorderen Seitenwand des Prooticums, also von der vorderen Seitenwand des Myodoms, so daß er etwa mit seiner vorderen Hälfte horizontal liegt und mit seiner hinteren Hälfte vertikal steht (Abb. 8: *8*). Hier nimmt er an der caudalen muskulösen Begrenzung der Orbita teil und vermittelt den Anschluß dieser Rückwand ans Neurocranium (Abb. 13: *1, 5, 8;* Abb. 8: *5, 8*). Die Fasern der vorderen Hälfte des Muskels greifen rostro-laterad zur Insertion am Suspensorium vor, so daß sich die horizontale Schicht im Orbitaboden rostro-laterad verbreitert (Abb. 13, 16: 8). Der M. aductor arcus palatini inseriert hier an der verstärkten Kante (Abb. 7: *Enpt, Ecpt, Mpt*), in der das Entopterygoid, das Ectopterygoid und das Metapterygoid oberhalb des Quadratums zusammenstoßen (Abb. 16: *8, Enpt, Ecpt, Mpt*). Die Insertion geht dann auf die Dorsalkante des Metapterygoides über, die am Hyomandibulare hochsteigt (Abb. 7: *Mpt, Hm*), womit der vertikale Teil des Muskels beginnt. Da hier von außen der M. levator arcus palatini auf der Kante dorsal ansetzt (Abb. 16: *Mpt, 5*), geht der M. adductor arcus palatini medial von ihm auf den medialen und ventrad gerichteten rostralen Hyomandibularfortsatz über, dessen schlanke Innenseite er mit dünner Schicht bis oben hin bedeckt, während die Vorderseite des Fortsatzes vom M. levator arcus palatini bedeckt ist (Abb. 8: *rvProc, 8, 5*). der M. adductor arcus palatini bedeckt die caudale Hälfte des Orbitabodens nicht einmal völlig, geschweige denn den ganzen Orbitaboden. Er verhält sich somit wie bei *Esox* (Kampf, 1961).

Der M. adductor hyomandibularis ist durch einen weiten Zwischenraum vom M. adductor arcus palatini getrennt (Abb. 8: *9a, 8, Hm*); denn in diesem Raum innen vom Hyomandibulare unterhalb der Gelenkpfannen des Cranio-Hyomandibulargelenkes entspringen die Mm. levatores arcuum branchialium am Neurocranium. Während vor deren Ursprung, aber etwas mehr ventral, der Ursprung des vertikalen Teiles des M. adductor arcus palatini am Neurocranium liegt, entspringt der M. adductor hyomandibularis am Neurocranium erst hinter dem Ursprungsgebiet der Levatoren. Einige Fasern auf der Außenseite der Fascie, die die Mm. levatores arcuum branchialium hier bedeckt, ver-

laufen sich in der Haut auf der Innenseite des Hyomandibulares oberhalb der freien (Goodrich, 1930; Harder, 1964) Pseudobranchie und stellen wohl den oft vorhandenen, aber hier rudimentären Zusammenhang (nach Lubosch, 1938, ist der M. adductor arcus palatini eine rostrale Differenzierung des M. adductor hyomandibularis) von M. adductor arcus palatini und M. adductor hyomandibularis dar.

Der M. adductor hyomandibularis ist nicht deutlich vom caudal anschließenden M. adductor operculi getrennt (Abb. 8: *9a, 9b*). Der gemeinsame Ursprung beider liegt unter der hinteren Hälfte der caudalen Gelenkpfanne des Cranio-Hyomandibulargelenkes, und der Hinterrand des Muskelkomplexes liegt an der Hinterkante der Seitenwand des Schädelgewölbes. Dahinter tritt von caudal die Rumpfmuskulatur an den Schädel heran. Die Fasern des M. adductor hyomandibularis inserieren auf dem Processus opercularis des Hoymandibulares und an der Fläche oberhalb des Processus, während die Fasern des M. adductor operculi auf der rostralen Hälfte der leicht ventrad und caudad verlaufenden Strebe auf der Medialseite des Operculums inserieren. Die Fasern des M. adductor hyomandibularis laufen fast genau laterad und dabei wenig caudad. Die Fasern des M. adductor operculi dagegen laufen laterad, zugleich aber stärker caudad und auch ventrad. Der Komplex aus beiden Muskeln überbrückt das Hyomandibular-Opercular-gelenk auf der Medialseite, und beide sind nur locker voneinander getrennt (Abb. 8: *9a, 9b*).

Der M. levator operculi entspringt ventro-lateral am Caudalende des Pteroticums (Abb. 4, 5, 13, 16: *Pto, 10*), wobei er von außen das hintere Viertel der caudalen Gelenkpfanne des Cranio-Hyomandibulargelenkes bedeckt. Caudal geht der Ursprung des Muskels auch auf die sehnige Haut über, die das Operculum dorsal am Schädel aufhängt. Der vertikal schichtförmige Muskel (Abb. 8: *10*) verbreitert sich zu seiner Insertion am Operculum hin etwa auf das Dreifache seiner Ursprungsbreite. Die Fasern des M. levator operculi inserieren an der Dorsalkante des Operculums, dann auf der medialen Seite des Operculums oberhalb der medialen Opercularlängsstrebe und schließlich auf den rostralen drei Vierteln dieser Strebe von dorsal. An der vorderen Hälfte dieser Strebe inseriert ja der M. adductor operculi von innen her (Abb. 8: *Op, 10, 9b*).

Der M. hyohyoideus dorsalis entspringt sehnig auf der Medialseite des Kiemendeckels, dort wo das Suboperculum dem Operculum von innen angewachsen ist, und darunter vom Suboperculum selbst (Abb. 8: *11, Op, Sop*). Recht kräftig ist er ausgebildet zwischen diesem Ursprungsbereich und der Ober- und Medialseite des siebenten Branchiostegalstrahles. Seine Fasern kreuzen hier, indem sie rostro-

ventrad absteigen, die Verwachsung der Caudalkante des Interoperculums mit der Vorderkante des Suboperculums (Abb. 8: *11, Sop, Iop*). Er zieht dann zwischen den Branchiostegalstrahlen rostrad, wobei seine Muskelbündel an Zahl und Umfang stark abnehmen (Abb. 8: *11, Rbr*). Zwischen den ersten drei Strahlen treten fast nur noch Sehnenzüge auf. Von den proximalen Enden der Strahlen 4 - 7 gehen Sehnenzüge, fast senkrecht zu den Fasern und Sehnen zwischen den Strahlen verlaufend, auf das Epi- und Ceratohyale über (Abb. 8: *11, Rbr, Eph, Ch*). Etwas oberhalb des siebenten Branchiostegalstrahles ist die Branchiostegalmembran auf der Innenseite des Suboperculums festgewachsen (Abb. 8: *Bstm, Sop*).

Der M. h y o h y o i d e u s v e n t r a l i s entspringt mit breiter Sehnenfläche auf der Außenseite des Hypohyales unter dem Ansatz des Ligamentes, das vom Hypohyale zum Glossohyale zieht (Abb. 16: *12, Hh, XIX, Gh*). Der M. hyohyoideus ventralis des rechten Hypohyale zieht unter dem des linken ihn kreuzend hinweg und inseriert auf dem ersten (rostralen) Branchiostegalstrahl der linken Seite, während der andere über diesen hinwegzieht und auf dem ersten Strahl der rechten Seite inseriert (Abb. 8: *12, Rbr*).

Der M. p r o t r a c t o r h y o i d e i liegt bei *Aphanopus* als Längsmuskel (Abb. 16: *13*) rostral zwischen den Mandibelästen auf der Mundbodenhaut und weiter caudal in der Mundbodenhaut zwischen den Mandibeln und den Ceratohyalhebeln. Er entspringt rostral an den Mandibeln unten und zieht sehnig unter dem M. intermandibularis hindurch caudad; ferner entspringt er mit je einer Sehne von der Mandibelinnenseite oberhalb des M. intermandibularis und mit je einer Sehne caudal vom M. intermandibularis ebenfalls von der Mandibelinnenseite. Die Sehnen sind teilweise miteinander verwachsen. In seiner vorderen Hälfte ist der Muskel in der Medianen zusammengewachsen, gabelt dann aber caudad auf, wobei er die bindegewebige Befestigung der Glossohyalunterseite an der Mundbodenhaut umgreift. Er wird caudal völlig sehnig und inseriert auf den Außenseiten des Ceratohyale und auf den proximalen Hälften der vorderen drei Branchiostegalstrahlen.

3.23 Die Muskulatur des Kiemenkorbes

3.231 Die dorsalen Kiemenbogenmuskeln

Die M m. l e v a t o r e s a r c u u m b r a n c h i a l i u m e x t e r n i u n d i n t e r n i entspringen zusammen medial des Hyomandibulares dicht unterhalb der caudalen Hälfte der vorderen Gelenkpfanne und der rostalen Hälfte der hinteren Gelenkpfanne des Cranio-Hyoman-

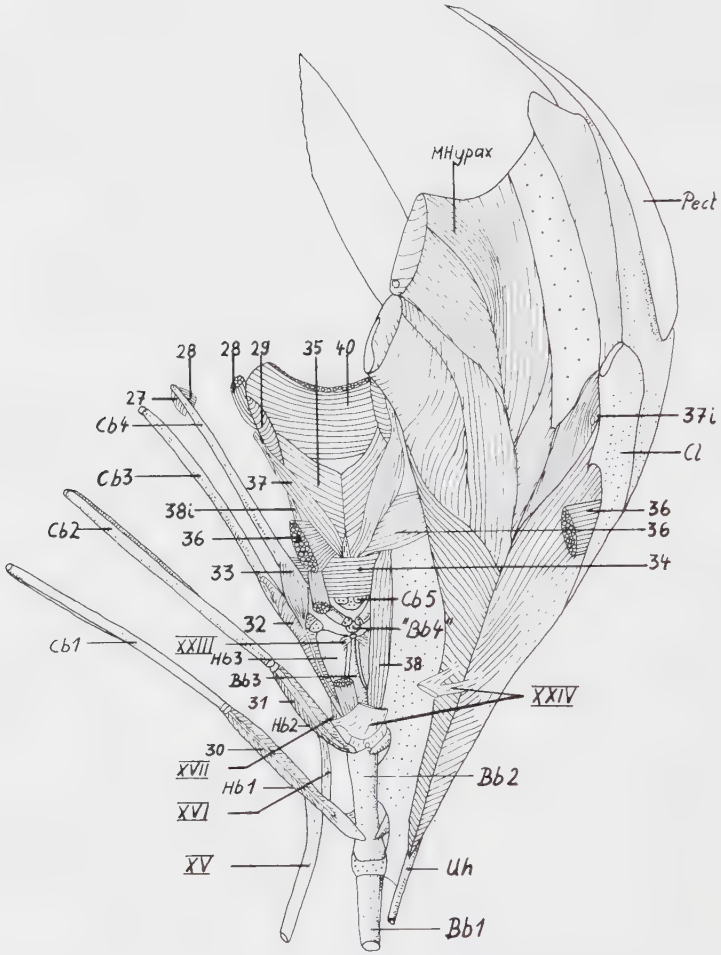


Abb. 14. *Aphanopus carbo:* Die ventrale Kiemenkorbmuskulatur von ventral; der Isthmus ist zur Seite gelegt, so daß er die Hypo- und Ceratobranchialia der rechten Kopfseite verdeckt und den Blick auf die Kiemenkorbmuskulatur freigibt.

dibulargelenkes. Ihr Ursprung auf dem Prooticum liegt so zwischen dem des M. adductor arcus palatini und dem des Komplexes, der den M. adductor hyomandibularis und den M. adductor operculi bildet. Der M. adductor arcus palatini entspringt allerdings nicht so hoch am Schädel wie die Levatoren und die caudalen Adductoren. Die Mm. levatores interni sind stark ausgebildet, während sonst nur noch der M. levator externus 3 kräftiger ausgebildet ist. Die Mm. levatores externi

1, 2 und 4 sind zu schmalen Muskelbändchen reduziert (Abb. 15: *18, 19, 14, 15, 16, 17*). Da die Kiemenbögen weit caudad über das Neurocranium hinausgreifen — das Ende des Pharyngobranchiale 2 liegt etwa unter der Neurocraniumhinterwand —, ziehen die Mm. levatores externi ziemlich längs ventro-caudad von ihrem Ursprung aus zu ihren Insertionen an den Epibranchialia 1 bis 4.

Der starke M. levator internus anterior zieht medioventrad und leicht rostrad und inseriert an der medialen Kante der rostralen Hälfte des Pharyngobranchiale 2. Der M. levator internus posterior ist noch stärker ausgebildet und auch länger als der M. levator internus anterior, er inseriert an der Außenkante der caudalen Hälfte des Pharyngobranchiale 3. Dahinter liegt dann das Gelenk zwischen dem Pharyngobranchiale 3 und dem Epibranchiale 3.

Die noch zu behandelnden dorsalen Kiemenbogenmuskeln bilden gewissermaßen eine Muskelplatte (Abb. 15), die zwischen den Pharyngobranchialia und den vorderen, dorsalen Hälften der Epibranchialia jeder Seite — abgesehen vom Epibranchiale 1 — ausgespannt ist. Die Ventralseite der Platte bildet das Dach der Mund-Kiemenhöhle unter dem Schädelgewölbe und caudal davon (Abb. 11). Die Muskulatur der Platte geht am Ösophaguseingang, der zwischen den Schultergürtelspangen liegt, in die eigentliche Darmwandmuskulatur über (Abb. 15: *40*). Da bei *Aphanopus* die Kiemenbögen beträchtlich caudad reichen — der Schultergürtel begrenzt sie in normaler Weise caudal —, ist die Muskelplatte von beträchtlicher Längserstreckung. Aber sie ist auch breit in der Transversalen und verbreitert sich zunehmend caudad. An Knochen ist die Platte dorsal nur in der Medianen abgestützt, und zwar im Bereich des Schädelgewölbes am Schädelkiel und caudal davon an der

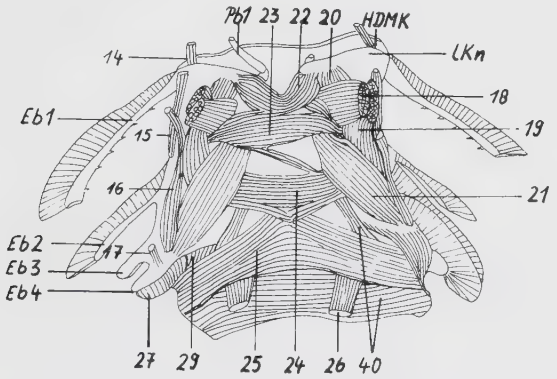


Abb. 15. *Aphanopus carbo:* Die dorsale Kiemenkorbmuskulatur von dorsal.

Wirbelsäule. Da sich die Muskelplatte etwa bis auf die Breite des Daches des Schädelgewölbes erweitert und die Seitenwände des Gewölbes stark zum Schädelkiel hin konvergieren, ergibt sich hier zwischen den Gewölbeseitenwänden und den Suspensorien der notwendige Raum für die Muskulatur in diesem Bereich. Zwar konvergieren auch die Suspensorien mit den Kiemendeckeln ventral zur Medianebene hin, sie sind dabei aber in sich nach außen gewölbt, so daß der dorsale Raum erhalten bleibt. Die von caudal an das Neurocranium herantretende Rumpfmuskulatur verjüngt sich ventro-mediad stark, so daß auch im Bereich hinter dem Neurocranium Raum für die Muskelplatte vorhanden ist, insbesondere für die schrägen Muskeln und die medialen Längsmuskeln. In die Muskelplatte gehen jederseits zwei Mm. obliqui dorsales superiores ein (Abb. 15: *20, 21*).

Sie zeigen ebenso wie die transversal verlaufenden Muskeln der Muskelplatte die für den Acanthopterygoiden-Typus (Dietz, 1914) zutreffende Ausbildung (Abb. 15: *22, 23, 24, 25*).

Der M. transversus 5 (Dietz, 1914) geht caudal und lateral nach Überwölbung der Mm. retractores ossium pharyngealium in die Schlundringmuskulatur über (Abb. 15: *25, 24, 26, 40*).

Die medialen Längsmuskeln der vorn allgemein beschriebenen Muskelplatte sind die Mm. retractores ossium pharyngealium (Abb. 15: *26*). Sie entspringen auf der Unterseite des sechsten Wirbels der Wirbelsäule und inserieren medial an der Verwachsung der Pharyngobranchialia 3 und 4.

Angefügt sei hier noch, daß von den Mm. adductores arcuum branchialium nur der Muskel des 4. Kiemenbogens beträchtlich ausgebildet ist (Abb. 9, 14, 15: *27*). Er verläuft kurz vor dem Epiceratobranchialgelenk von der Medialseite und Unterseite des Epibranchiale 4 zur Oberseite des Ceratobranchiale 4. Seine Fasern verlaufen dorsoventrad und dabei leicht rostrad.

Vor der Behandlung der ventralen Muskeln der Kiemenbögen muß noch auf den M. obliquus dorsalis posterior (Vetter, 1878) eingegangen werden.

Vetter hat diesen Muskel 1878 für *Esox* beschrieben und ihn ausdrücklich den Mm. obliqui dorsales zugewiesen. Dietz (1914) homologisiert ihn mit dem M. interarcualis dorsalis 5 von Allis (1903). Lubosch (1938) nennt den M. interarcualis dorsalis 5 von Allis (1903) einen M. obliquus dorsalis inferior 5, den M. obliquus dorsalis posterior von Vetter aber bezeichnet er als M. adductor arcus branchialis 5. Wenn Vetter den M. obliquus dorsalis posterior zu Recht als einen M. obliquus dorsalis (inferior) ansieht und Dietz ihn danach plausibel mit dem M. interarcualis dorsalis 5 (Allis, 1903) homologisieren konnte, erscheint die Auffassung dieses Muskels als M. adductor arcus branchialis 5 recht unwahrscheinlich. Folgt man nun Vetter und Dietz, dann liegt

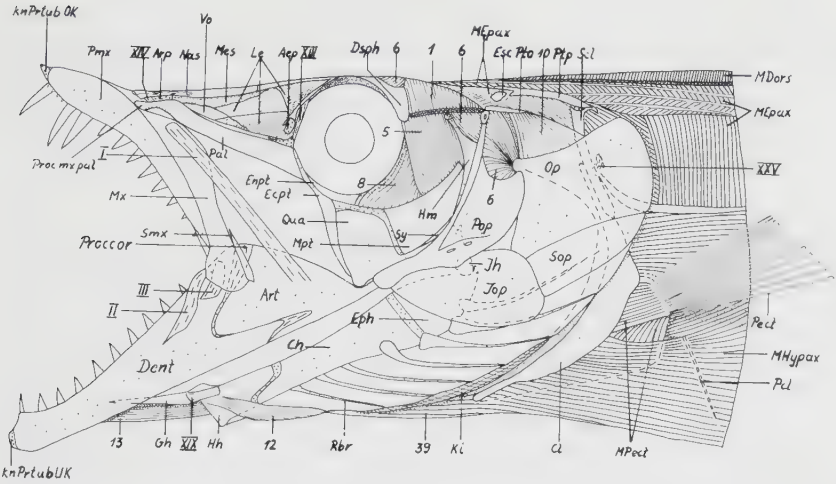


Abb. 16. *Aphanopus carbo:* Aktiviertes Syncranium von lateral nach Entfernung der Haut und der Kiefermuskulatur; zu sehen sind auch die Hyalspange und der Schultergürtel, die teilweise punktiert sind. Der Ceratohyalhebel ist weitgehend, aber nicht maximal, abgesenkt. Die maxillare Hautfalte ist bis auf das Lig. primordiale entfernt.

bei *Aphanophus* (wie auch bei *Belonesox, Ammodytes* und anderen) sowohl der M. obliquus dorsalis posterior, zwischen dem Ceratobranchiale 4 und dem Cerobranchiale 5, als auch sein angebliches Homologon, der M. interarcualis dorsalis 5, zwischen dem Epibranchiale 4 und dem Ceratobranchiale 5 vor. Der Auffassung des M. interarcualis dorsalis 5 als M. obliquus dorsalis inferior steht nichts entgegen, und das gleichzeitige Auftreten des Muskels und seines „Homologons" bei einunddemselben Tier ist dann erklärlich, wenn man eine Spaltung eines ursprünglichen M. obliquus dorsalis inferior 5 in zwei Portionen annimmt. Bei *Esox* wäre dann nur eine ventrale Portion, bei *Scomber* nur eine dorso-ventrale Portion und bei anderen Formen — wie *Aphanopus* und auch *Merluccius* — wären beide Portionen ausgebildet.

Diese Deutung der Verhältnisse bei *Aphanopus* würde die Literaturwidersprüche aufheben und einen klaren Bezug auf die zugrunde gelegte Literatur erlauben. Es muß jedoch betont werden, daß in der vorliegenden Arbeit keine Untersuchung der Innervierung der Muskulatur erfolgt ist.

3.232 Die ventralen Muskeln der Kiemenbögen

Wie in der dorsalen Muskelgruppe sind auch in der ventralen schräge Muskeln, quer verlaufende Muskeln und Längsmuskeln in der für Teleosteer typischen Weise ausgebildet.

Die Mm. obliqui ventrales 1 bis 3 beginnen jeweils kurz hinter der Artikulation der ihnen zugehörigen Hypobranchialia mit der Reihe der Basibranchialia und ziehen auf der Unterseite der entsprechenden Hypobranchialia entlang. Sie inserieren dicht hinter dem Knor-

pel dieser Verbindung auf dem Ceratobranchiale. Es sind Fiedermuskeln, deren Fasern von einer ventralen Sehne ausgehen (Abb. 14: *30, 31, 32*). Der M. obliquus ventralis 4 (M. interarcualis III/IV Dietz, 1914) zieht als Muskelbündel von der Unterseite des Ceratobranchiale 4 zum Hypobranchiale 3 und inseriert dort ventro-lateral mit langer Sehne (Abb. 14: *38*).

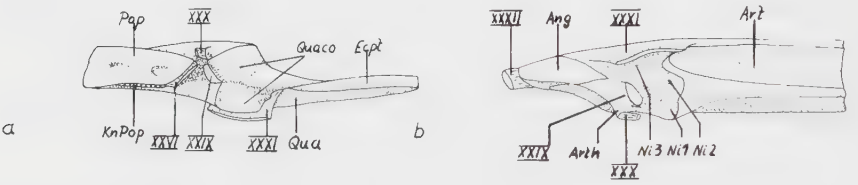
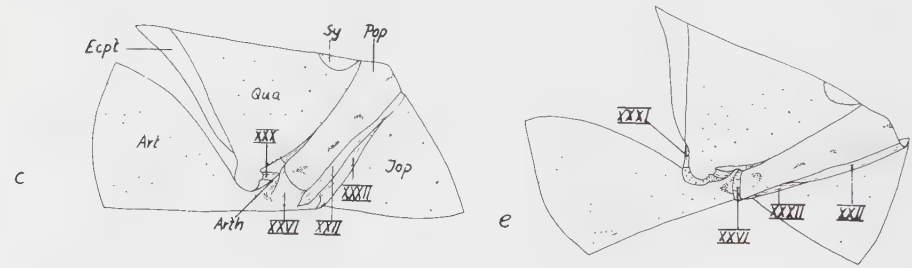


Abb. 17a. *Aphanopus carbo:* Rechtes Quadratum mit dem Ventralende des Praeoperculums von ventral. Vergr. 2-fach.
Abb. 17b. *Aphanopus carbo:* Caudales Ende der rechten Mandibel von dorsal. Vergr. 2-fach.



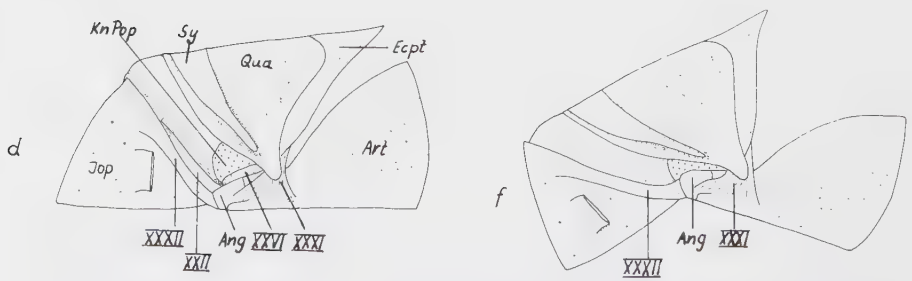


Abb. 17c. *Aphanopus carbo:* Linkes Unterkiefergelenk mit dem caudalen Gleitflächengelenk bei adduziertem Unterkiefer von lateral. Vergr. 1,5-fach.
Abb. 17d. *Aphanopus carbo:* Linkes Unterkiefergelenk mit dem caudalen Gleitflächengelenk bei adduziertem Unterkiefer von medial. Vergr. 1,5-fach.
Abb. 17e. *Aphanopus carbo:* Wie 17c, aber mit gesenktem Unterkiefer. Vergr. 1,5-fach.
Abb. 17f. *Aphanopus carbo:* Wie 17d, aber mit gesenktem Unterkiefer.

Die mediane Raphe des M. transversus ventralis 5 setzt sich rostrad in eine vielfach verästelte Sehne fort, die ventral an der knorplig vereinigten Spitze der Ceratobranchialia 5 inseriert, ihre Verästelungen gehen dabei auch auf die Innenseiten der Ceratobranchialia 5 über (Abb. 9, 14: *35*).

Wenig caudal von der Schultergürtelsymphyse entspringt am Cleithrum der M. pharyngo-clavicularis externus (Abb. 9, 14: *36, Cl*) und inseriert auf der Unterseite des Ceratobranchiale 5. Von der Rostralkante des aufsteigenden Abschnittes des Cleithrums entspringt sehnig der M. pharyngo-clavicularis internus (Abb. 9: *37*; Abb. 14: *37, 37i*). Er zieht rostro-mediad und dabei ventrad zu seiner Insertion an der Unterseite des Ceratobranchiale 5, an der er medial von der Insertion des M. pharyngo-clavicularis externus ansetzt. Mit einer rostralen Sehne greift er außerdem noch bis auf das Vorderende des Ceratobranchiale 5 vor.

Von der Innenseite und der Unterkante der caudalen Hälfte des Ceratobranchiale 5 entspringt ein M. pharyngo-arcualis, der am ventrad gebogenen Vorderende des Hypobranchiale 3 inseriert (Abb. 14: *38*). Die Vorderenden der Hypobranchialia 3 und die an ihnen inserierenden Mm. pharyngo-arcuales werden ventral kappenförmig von der hier ansetzenden umgekehrt Y-förmigen Sehne des M. sternohyoideus bedeckt, und die Muskeln inserieren zum Teil an dieser Sehne. Die kappenförmige Sehnenfläche setzt auch noch an den Innenseiten der Vorderenden der Hypobranchialia 2 an (Abb. 14: *XXIV, Hb 2, Hb 3, 38*). Aus der Beschreibung geht schon hervor, daß die Mm. pharyngo-arcuales in ihren rostralen Insertionen einander medial stark genähert sind.

An die Muskulatur der Kiemenbögen schließt caudal die Schlundmuskulatur an (Abb. 9, 14, 15: *40*).

3.24 Der Musculus sternohyoideus

Der M. sternohyoideus ist ursprünglich paarig und gehört zur hypaxonischen Rumpfmuskulatur (Vetter, 1878). Ein Zusammenhang mit der Rumpfmuskulatur ist häufig erhalten. Der Muskel bildet jedoch im Bereich des Viscerocraniums der Teleosteer den „Isthmus“ (Tschernavin, 1948; Abb. 14, 16: *39*) und ist wesentlich für das Funktionieren ihrer viscerocranialen Apparate (Holmquist, 1910; van Dobben, 1937; Hofer, 1938; Tschernavin, 1948, 1953; Günther und Deckert, 1953).

Bei *Aphanopus* steht der M. sternohyoideus ventro-lateral mit der Rumpfmuskulatur in Verbindung. Er entspringt aber vor allem von der Vorderkante des ventralen, horizontalen Cleithrumschenkels und

inseriert am Urohyale, wo er auch mit dem Muskelanteil der anderen Kopfseite verwächst (Abb. 14: *Cl, Uh, 39*). Den rostralen Teil der stabförmigen Vorderhälfte des Urohyale besetzen die Muskelfasern nicht. Die beiden verwachsenen Muskelanteile inserieren noch mit einer gemeinsamen umgekehrt Y-förmigen Sehne ventral an den Vorderenden der Hypobranchialia 3 (Abb. 14: *XXIV, Hb 3*), so daß der Zug des Muskels nicht nur über die Urohyalligamente auf die Ceratohyalhebel, sondern auch mit jener Sehne auf die ventrale Kiemenkorbmediane direkt einwirkt.

Trotz aller räumlichen Beschränkungen ist der M. sternohyoideus im Muskelsystem des Viscerocraniums von *Aphanopus* ein zentraler und relativ mächtiger Muskel, der auch bei *Aphanopus* „die entscheidende Arbeit für das Funktionieren der visceralen Apparaturen" (Günther und Deckert, 1953) leistet.

4. Zur Lebensweise von *Aphanopus carbo*

Seit seiner Erstbeschreibung im Jahre 1839 galt *Aphanopus carbo* als sehr seltener Tiefseefisch; von 1880 an wurde er dann bei Madeira regelmäßig gefangen (Maul, 1953). Nach Tucker (1956) war er um die Wende des 19. zum 20. Jahrhundert in der britischen Fauna völlig unbekannt, wurde und wird aber seither häufiger auch hier gefangen.

Maul gab 1953 an, daß *Aphanopus carbo* bei Madeira regelmäßig und oft in größerer Stückzahl (bis zu 5000 Individuen pro Tag) mit Tiefseeangeln gefangen wird. Als Köder werden hierzu an den 4,5 cm langen Angelhaken je zwei Streifen Kalmaren- oder Fischfleisch befestigt, deren Länge etwa 10 cm und deren Durchmesser etwa 2 cm beträgt (Maul, persönliche Mitteilung). Mauls Angaben (1953) ist zu entnehmen, daß *Aphanopus* bei Madeira in den unteren Bereichen des oberen Bathypelagials und in den oberen Bereichen des abyssalen Pelagials lebt (Einteilung nach Günther und Deckert, 1950); jedenfalls wird er aus Tiefen zwischen etwa 600 m und 1500 m geangelt, überwiegend aber aus Tiefen zwischen 600 m und 1200 m (Maul, Dive XIII, 1966, noch unveröffentlicht; Harrisson, 1967).

Das Auftreten einer hydrostatisch wirkenden Schwimmblase bei *Aphanopus* als Bewohner so großer Tiefe sowie die Tatsache, daß er an Tiefseeangeln gefangen wird, die nicht den Boden berühren (Maul, 1953), wie auch sein Habitus zeigen, daß *Aphanopus* hier bei Madeira zum Tiefseenekton zu zählen ist. Auch Tucker (1953) stellt die Schwimmfähigkeit des *Aphanopus* nicht in Frage, sondern hebt demgegenüber die Verringerung der Schwimmfähigkeit bei dem nahe verwandten (Tucker, 1953) *Benthodesmus* hervor. *Aphanopus* wird des Nachts geangelt, da er dann etwa 300 m höher steht als am Tage (Maul, Dive XIII, 1966).

Bei Madeira erreicht *Aphanopus* mehr als Meterlänge, und Tiere kleiner als 75 cm hängen nach Maul (1953) nie an der Angel. Merkwürdigerweise sind Jungfische, obwohl der Jahresfang an Adulten bei Madeira bis zu einer Million Stück beträgt (Maul, Dive XIII, 1966), nur in zwei Exemplaren (100 mm und 150 mm lang) bekannt geworden aus Mägen von *Alepisaurus ferox,* der in höheren Wasserschichten lebt (Maul, 1953).

Ganz anders als bei Madeira ist das Auftreten von *Aphanopus carbo* in der britischen Fauna, wie es Tucker (1956) und Wheeler (1969) schildern. Hier kommt *Aphanopus* schon in Tiefen von ca. 180 m (Tucker, 1956) und bis zu 640 m (Wheeler, 1969) — ebenfalls nicht selten — vor und wird ungezielt bei der Trawlfischerei auf *Merluccius merluccius* mitgefangen. Er hält sich hier also wie *Merluccius* im Schelfbereich über dem Boden schwimmend auf. Nur selten steht er dem Boden näher als 73 m (Wheeler, 1969). Auch aus der kanadischen Region des Atlantik ist *Aphanopus* aus „bottom trawls" bekannt geworden (Templeman und Squires, 1963).

Als Futtertiere des *Aphanopus* in der britischen Fauna sind nach Wheeler (1969) *Micromesistius* (*Gadus*) *poutassou,* verschiedene Laternenfische (Ordnung Iniomi) und Kalmare bekannt. *Micromesistius (Gadus) poutassou* wird hier nach Wheeler (1969) durchschnittlich 29 cm lang, die Laternenfische werden durchschnittlich 13 cm lang.

Maul hat über Jahre hinweg den Mageninhalt von *Aphanopus carbo* bei Madeira untersucht und gesammelt. Diese Sammlung des konservierten und bestimmten Materials stand für die vorliegende Arbeit zur Verfügung. Weiter unten soll eine kleine Tabelle der so ermittelten Beutetiere des *Aphanopus* unter Angabe ihrer Größe gegeben werden. Weil aber die Länge eines Beutetieres noch nicht genügt, die Brockengröße zu charakterisieren, wurden die Beutetiere auch an der stärksten Körperstelle der Höhe und Breite nach vermessen, und es wurde ihr Erhaltungszustand beachtet.

Obwohl die Mägen der geangelten *Aphanopus*-Individuen meistens leer bzw. entleert sind, konnte Maul wegen der hohen Fangzahlen in jahrelanger Bemühung umfangreiches Material an Mageninhalten sichern. Es ergaben sich hierbei mehrere Nahrungstiergruppen und deutliche Hinweise auf den Brockengrößenanspruch des *Aphanopus* bei Madeira.

Unter B r o c k e n g r ö ß e n a n s p r u c h soll hier allgemein das Annehmen eines Spektrums von Beutetiergrößen bzw. von Portionsgrößen innerhalb einer unteren und oberen Begrenzung verstanden werden. Hierbei wird gewöhnlich die „Regel vom relativen Brockengrößenanspruch" eingehalten, in deren Rahmen dann die Größenrelation zwischen dem Räuber und dem ihm zusagenden „Brocken" in ziemlich weiten Grenzen schwanken kann (Günther, 1950).

Aphanopus frißt bei Madeira Garnelen, Fische, Pyrosomen und Cephalopoden. Das dichtere Vorkommen dieser Tiere in den Tiefen der Fanggründe des *Aphanopus* bei Madeira konnte Maul beobachten (Maul, Dive XIII, 1966).

Tabelle der Beutetiere und Beutetiergrößen (in cm):

	Länge	Höhe (ohne Flossen)	Breite
Fische:			
Diverse kleine Formen	10—15	bis zu 2	bis zu 2
Die folgenden Größen sind nicht häufig, die Arten sind eine Auswahl:			
Astronesthes neopogon	20,5	3,5	2,0
Paralepis harryi	23,0	2,0	1,0
Gonostoma polyphos	25,0	3,5	1,5
Melanostomias spec.	25,5	3,5	1,5
Lampadena urophaos	27,5	5,0	3,0
Lampadena spec.	29,0	6,0	4,5
Echiostoma guentheri?	32,0	5,5	2,5
Garnelen:			
Gnatophausia ingens	14,0	2,5—3,0	2,5
und andere	15,0	4,0	3,0
	16,0	3,5	3,0
Diverse kleinere ..... etwa	6,0	1,0	1,0
Pyrosomen:			
Diverse ..... etwa	9,0	⌀ 1,5—2,0	
Cephalopoden:			
Nr. 22063 A ..... etwa	18,0	weniger als breit	4,0
Diverse kleinere			

Die Beutetiere sind durchweg als ganze verschlungen worden und gut erhalten. Nur die großen Fische und Garnelen zeigen Bißspuren, die aber nie zur Zerstückelung führten. *Gonostoma* (Nr. 17 223) zeigt von rostral gemessen bei 13,0 cm und bei 19,5 cm stärkere Bißspuren. *Astronesthes* (Nr. 15 337) zeigt bei 14,0 cm stärkere Bißspuren, *Lampadena* (Nr. 16 405) zeigt bei 15,0 cm eine Bißspur, fünf *Paralepis* zeigen Bißspuren bei 13,0 cm und bei 22,0 cm. Die großen Garnelen zeigen oft am Ende des Cephalothorax eine Verletzung, die vermutlich vom Biß der Fangzähne herrührt.

Ein quantitierender Überblick über das Beutematerial ergibt, daß *Aphanopus carbo* ganz überwiegend kleine und schlanke Beutetiere annimmt, die er offenbar einschwemmt, da sie fast immer völlig unversehrt sind. Es stimmen bei *Aphanopus* in diesen beobachteten Fällen also Brockengröße und Beutetiergröße überein. Auch die größten Beutetiere lassen bei dem über meterlangen Fisch nur einen selten und dann mäßig gesteigerten Brockengrößenanspruch erkennen. Für die Bevorzugung kleiner Beutetiere spricht auch die geringe Größe der Köder (siehe vorn), und für die Einschwemmung der kleinen Brocken spricht auch die Tatsache, daß der 4,5 cm lange, beköderte Angelhaken von *Aphanopus* regelrecht verschluckt wird; denn meistens ist die Mundhöhle unverletzt und der Hacken steckt im Schlund. Daß wohl auch der Zustoß auf die größten von *Aphanopus* angenommenen Beutetiere von einer Einsaugkomponente unterstützt wird, ist in diesen Zusammenhängen recht wahrscheinlich, zumal da er sie mit den Fangzähnen, wie aus den Bißspuren zu ersehen ist, erst etwa in der Körpermitte faßt. Für die Bevorzugung kleiner Beutetiere spricht auch noch die Ausbildung der Leibeshöhle und des Magens bei *Aphanopus*. Der Magen ist ein länglicher Blindsack von etwa einem Sechstel der Körperlänge, der sehr dünne Darm aber ist beträchtlich länger als der Magen. Nur im Bereiche des Magens ist die ohnehin nicht weite Leibeshöhle des schlanken Fisches weiter angelegt, wobei sie am Magenende schon stärker verjüngt ist. Wenn Matsubara und Iwai (1958) in der Größe des Magens der Gempyliden, der bei diesen fast bis an das Darmende reicht, die Möglichkeit zur Aufnahme großer bzw. zahlreicher Beutetiere sehen, darf für *Aphanopus* wegen der viel geringeren Magengröße demgegenüber eine Einschränkung gesehen werden.

5. Zur Funktionsanalyse des Viscerocraniums von *Aphanopus carbo*

Nach den hier erhobenen morphologisch-anatomischen Befunden und den bionomischen Angaben ist deutlich, daß *Aphanopus carbo* ein räuberisch (vgl. dazu Kampf, 1961) lebender Teleosteer ist, der eine „S t o ß r a u b s c h n a u z e“ (Höller, 1935) besitzt, die er mit nur mäßig gesteigertem Brockengrößenanspruch als Greifzange verwendet. Diese Greifzange ist mit dem „neuen“ Oberkiefer, also den Praemaxillaria und Maxillaria, als dem dorsalen Funktionselement konstruiert. Die Fangpotenz der Schnauze wird jedoch drastisch und besonders wirkungsvoll für die Aufnahme kleinerer Beutetiere erhöht durch die Verwendung der in der Phylogenese der Actinopterygier entwickelten maxillaren Hautfalte als einer partiellen „funktionellen“ Wange (Günther, 1953). Hierzu werden weiter unten noch Ausführungen gemacht.

Die Schnauzenbildung ist bewirkt durch die Rostradverlängerung des Ethmo-Vomer-Blockes im Neurocranium (Abb. 2, 3), womit bei *Aphanopus* auch eine Verlängerung der funktionellen Kiefer und der Palatina verbunden ist. Dabei sind die Praemaxillaria sogar über das Neurocranium hinaus verlängert; sie bilden so den vorderen Teil des Schnauzendaches (vgl. Abb. 2, 3: *Nas, Mes* mit Abb. 4, 13: *Pmx, Nas, Mes*), und sie werden vom Unterkiefer noch rostral überragt. Das somit stark verlängerte Praemaxillare trägt wie das Dentale große und in Alveolen stehende (Tucker, 1956) Greifzähne, zudem aber rostral noch drei excessive Fangzähne. Zwar sind die ebenfalls langgestreckten Maxillaria aus der Mundrandbegrenzung weitgehend ausgeschieden (Abb. 13, 16: *Mx*) — dies ist ja charakteristisch für alle Teleostei Acanthopterygii —, aber ein Maxillarapparat ist nicht ausgebildet und dementsprechend auch nicht jene Teilkomponente einer „funktionellen" Wange (Günther, 1953), wie sie in solchem spezialisiertesten Fall der Kieferverhältnisse auch den „sekundären" Kieferwinkel des aktivierten Maules zwischen den Elementen des „neuen" Oberkiefers und des Unterkiefers ganz oder doch fast ganz verschließt. Dieser, gegenüber dem Kieferwinkel der Palaeoniscoiden mit dem Scheitelpunkt im Unterkiefergelenk, als sekundär bezeichnete Kieferwinkel bleibt bei *Aphanopus* deutlich offen; und als „Wirkungswinkel" (Günther, 1953) der Kieferöffnung ist er nach vorn gerichtet als Voraussetzung für den Beuteerwerb im Zugriff einer „Stoßraubschnauze". Die Maxillaria sind mit den Praemaxillaria bindegewebig, aber fest verwachsen, und die beiderseitigen Oberkieferspangen sind in einer schmalen, aber in rostrocaudaler Richtung ziemlich lang erstreckten Praemaxillarsymphyse (Abb. 6b: *SymphflP*) syndesmotisch eng vereinigt; daher kann man von einem „Oberkieferschnabel" sprechen. Denn die verbreiterten Vorderenden der Praemaxillaria bleiben in der Aktion eng aneinander liegen, während die beiderseitigen Caudalenden des Oberkieferschnabels sich dabei auf das Doppelte ihres Ruhelage-Abstandes voneinander entfernen können, wobei die Oberkieferäste eine Drehung um ihre Längsachse vollführen. Außerdem ist eine sehr geringe Spreizung von caudal her in der Symphyse möglich, die in die Spreizung der Caudalenden mit eingeht. Wegen der Länge der Oberkieferäste ist diese rostral kaum merkliche Spreizung caudal viel stärker.

Dieser aber doch als Einheit bei der Anhebung des Neurocraniums und der Absenkung des Unterkiefers bewegliche Oberkieferschnabel ist nun der dorsale Zangenarm der Kieferzange des *Aphanopus* (vgl. Abb. 13 und 16: *Pmx, Mx*). Eine solche Verwendung des „neuen" Oberkiefers ist aber für Teleosteer problematisch, wie in der Einleitung dargestellt worden ist. Welcher Art ist nun das dorsale Widerlager, das den beim Zubiß auf den Oberkiefer einwirkenden

Beißdruck abfängt? Dieses funktionelle Problem ist bei *Aphanopus* nicht mit der Effektivität gelöst, die man nach der Ausbildung seines Fanggebisses erwarten würde. Eindeutig fest und in knöchernem Widerlager gegen einen Beißdruck abgesichert liegt der Oberkieferschnabel nur am Vorderende des Neurocraniums. Der im Vorgange der Maulöffnung schräg gestellte Oberkiefer (vgl. Abb. 13 und 16: *Pmx, Mx*) erfährt beim Fangbiß einen Beißdruck dorsad und caudad. Das Widerlager hierfür wird von dem rostralen, soliden Zapfen des Mesethmoids und von der hamerförmigen Verbreiterung des Vomers gebildet, die ja vom Mesethmoidzapfen rostral überragt wird (Abb. 2, 3: *Mes, Vo*). Dieser Mesethmoidzapfen liegt in dem caudal, dorsal und ventral offenen Winkel, den die rostral konvergierenden Praemaxillaria bilden. Den Winkel überzieht lediglich zwischen den Praemaxillarästen ausgespanntes Bindegewebe, das dorsal und ventral den Mesethmoidzapfen umfängt und besonders dorsal Ligamentfasern enthält (Abb. 4: *Pmx, Mes, IV*). Unter dem Mesethmoidzapfen hindurch zieht das starke Lig. intermaxillare, das der hammerförmigen Verbreiterung des Vomers vorgelagert ist. Dabei liegt das dem Ligament eingefügte, rollenartige Knorpelstück (Abb. 8: *XXVIII, R*) dem Mesethmoidzapfen ventral und der Vomerverbreiterung rostral an. Nur wenig dahinter ist der Oberkieferschnabel in der Articulatio vomero-maxillaris, der eine Sehnenscheibe eingefügt ist (Abb. 8: *XII*), gleitend drehbar gelagert (Abb. 3: *GVo;* Abb. 6b: *Mxco*). Den Zusammenhalt dieser Gelenkung sichert rundum gebildetes Sehnengewebe. Außerdem wird das Gelenk durch ein knöchernes Widerlager, das der Processus maxillaris des Palatinums unmittelbar hinter dem Gelenkcondylus des Maxillares bildet, gegen einen Druck dorsad abgestützt (Abb. 13, 16: *Procmxpal, Mx*). Der Zusammenhalt zwischen diesem Processus und dem Maxillare, das bei der Kieferöffnung unter ihm drehen muß, wird durch das breitflächige Ligament gesichert, das am Maxillare ansetzend den Oberkieferschnabel am Mesethmoid und Nasale aufhängt, wobei es den Processus maxillaris des Palatinums dorsal überspannt (Abb. 4, 5: *V*). Das Palatinum aber ist am Neurocranium zuverlässig in dem ellipsoiden Gleitflächengelenk der Articulatio rostro-palatina festgelegt (Abb. 13, 16: *Arp, XIV*), fernerhin hier rostral durch das Ligamentum mesethmoideopalatinale und das Ligamentum vomero-palatinale mediale und caudal in der Articulatio ethmo-palatina, zu der das Lig. lateroethmoidale palatinale gehört (Abb. 16: *Aep, XIII*).

Die hauptsächliche Greif- und Beißwirkung des „neuen" Oberkiefers liegt bei *Aphanopus* ganz offenbar im vorderen Bereich der Praemaxillaria, die hier, wie geschildert, vor allem durch das Lig. intermaxillare am Neurocranium gesichert sind. Dafür spricht auch die excessive Ausbildung der rostralen Fangzähne. Von diesen ist keiner umlegbar, wäh-

rend für einige der großen Fangzähne bei den nah verwandten Gempyliden solchen Umlegbarkeit angegeben wird (MATSUBARA und IWAI, 1958). Die Caudalenden des Oberkieferschnabels sind nur durch Bänder am Processus coronoideus der Mandibel befestigt, die ihnen eine gewisse Beweglichkeit gegenüber der Mandibel gestatten. Zwar hält das nur kurze und gestraffte Lig. maxillo-mandibulare mediale das Caudalende des „neuen" Oberkiefers gegen Druck dorsad und caudad fest (Abb. 16: *III, Mx*). Aber diese Festigkeit ist an den Auslenkungsgrad der Mandibel gebunden; und da das caudale Oberkieferende gegenüber der Oberkieferspitze doch recht beweglich ist und außerdem ein knöchernes Widerlager caudal völlig fehlt, erscheint der Oberkieferschnabel hier für eine Beißleistung ungeeignet. Hier tangiert aber noch die Frage nach der Verteilung der beim Biß mit ganzer Oberkieferlänge auftretenden Drehmomente des Beißdruckes; denn in diesem Falle funktionieren die beiderseitigen Oberkieferspangen jeweils als zweiarmige Hebel mit dem Drehpunkt in der Articulatio vomero-maxillaris. Betrachtet man nun den Biß für den Fall gleicher Momentengröße — der caudale Hebelarm wird hierbei wie auch der Beutedruck gleich groß dem rostralen gedacht — so halten sich diese Drehmomente die Waage. Allerdings wird dabei gegenüber dem Biß nur mit der Kieferspitze ein verdoppelter Druck auf das neurocraniale Widerlager übertragen. Obwohl dieses Widerlager dem ganzen Oberkieferschnabel eine Drehbewegung am Neurocranium bei der Kieferaktivierung und der Kieferaktion gestatten muß, erscheint es doch als hinreichend fest für die Aufnahme auch eines so verdoppelten Beißdruckes. Es ist wahrscheinlich, daß diese Einrichtung bei *Aphanopus* von wesentlicher Bedeutung für die Beißleistung seines Oberkiefers ist; denn die gegenseitige Aufhebung der Drehmomente läßt die funktionelle Frage nach einer caudalen Abstützung der Oberkieferschnabelenden zurücktreten, und tatsächlich mußte deren Fehlen schon oben konstatiert werden.

Auch der Bau des Unterkiefergelenkes, das bei *Aphanopus* von einem in der Literatur wohl noch nicht beschriebenen, caudalen Nebengelenk (siehe S. 278, 279) unterstützt wird (Abb. 17a - f), und die starke Ausbildung des extra- und intramandibulären M. adductor mandibulae (S. 297, vierter Absatz und Abb. 5: *1*; Abb. 13: *1, 2, 3*; Abb. 8: *4*) lassen die Möglichkeit einer stärkeren Beißleistung zu. Zwar erscheint das weitgehende Ausscheiden des Symplecticums aus dem Kieferstiel in diesem Zusammenhang als sonderbar; denn die Festigkeit des Kieferstieles ist für eine Beißleistung eine bedingende Voraussetzung. Aber es scheint, daß hier das Symplecticum die knöcherne Versteifung der breiten und nur knorpligen Verbindung zwischen dem Metapterygoid und dem Quadratum übernommen hat (Abb. 7: *Mpt, Sy, Qua, Hm, Pop*), während andererseits — gleichsam im Ausgleich für das Ausscheiden des Symplecticums aus dem Kieferstiel — das stark ausgebildete Praeoperculum bei *Aphanopus* eine weitergehende suspensorielle Funktion versieht, als bei

Teleosteern üblich ist (Abb. 17a, c - f). Die hier beschriebene Verlagerung des Symplecticums scheint übrigens auch für die *Gempylidae* zu gelten (Matsubara und Iwai, 1958).

Aphanopus kann also den vorderen Bereich des „neuen" Oberkiefers für einen F a n g b i ß benutzen, sogar hinter dem Drehpunkt des Oberkieferschnabels am Neurocranium. Daß er aber nicht mit den Caudalenden der Oberkieferäste zu beißen vermag, geht schon aus deren Beweglichkeit hervor, sie sind ja spreizbar und um ihre Längsachse drehbar; zudem sind die Zähne des auf ganzer Länge bezahnten Praemaxillares hier verkleinert. Außerdem aber werden die Kieferenden bei maximaler Maulöffnung beträchtlich rostrad geführt, so daß die Enden der caudal stärker gekrümmten Kiefer für einen Zugriff auf die Beute gar nicht verwendet werden können (vgl. Abb. 13 und 16: *Pmx, Mx*). Deshalb wurde in der obigen, vereinfachten Betrachtung der Beißdruckmomente auch die gleiche Länge der Hebelarme angenommen, obwohl ja der hinter dem Drehpunkt liegende Teil der Oberkieferspange etwa doppelt so lang ist wie der davor liegende.

Für den W i r k u n g s g r a d d e r O b e r k i e f e r e l e m e n t e als dorsaler Zangenarm der Kiefergreifzange ist dessen Festigkeit ein Gradmesser; denn für das Vermögen zu einem kräftigen Biß, gar zu einem Z e r k l e i n e r u n g s b i ß , ist die unabweisliche Voraussetzung eine möglichst feste Verbindung der beiderseitigen Oberkieferspangen zu einem möglichst einheitlichen und in sich starren Funktionselement. Der Bau des Oberkieferschnabels ist nun schon vorn geschildert worden. Daraus geht aber hervor, daß er zwar nicht unbegrenzt, aber auch wieder nicht unbeträchtlich in der Praemaxillarsymphyse wie auch in seiner Aufhängung und Abstützung am Neurocranium kinetisch ist. Die in rostro-caudaler Richtung langgestreckte Praemaxillarsymphyse und die Articulationen am Vomer und Palatinum erlauben den Oberkieferästen eine Drehung um ihre Längsachse, aber auch eine stärkere Spreizung der Caudalenden, nämlich etwa bis auf die doppelte Breite ihres Ruheabstandes voneinander. Wegen der Länge der beiderseitigen Äste ist diese Spreizbewegung in der schmalen Praemaxillarsymphyse kaum merklich und wird von ihr gestattet. Die der Symphyse vorgelagerte Protuberanz nimmt die hier geringe Beweglichkeit elastisch auf. Die Beweglichkeit des Oberkieferschnabels wird bedingt durch seine Einfügung in die Vorgänge der Aktivierung des Nahrungserwerbsapparates bei einem beträchtlichen Ausmaße der Splanchnokinetik, wie sie auch *Aphanopus* als Teleosteer regelhaft zeigt (Petersen, 1914; Woskoboinikoff, 1932; van Dobben, 1937; Hofer, 1945; Günther, 1953; Tschernavin, 1948, 1953). Wegen dieser Beweglichkeit aber und nach allem bisher Gesagten ist es wohl deutlich, daß *Aphanopus* zu einem Zerkleinerungsbiß nicht befähigt ist und daß der Zugriff des „neuen" Oberkiefers

auf die Beute vor allem mit der schnabelartigen Spitze und höchstens mit den rostralen zwei Dritteln seiner Länge erfolgt und einen Fangbiß darstellt. Wegen der Kinetik des ganzen Oberkieferschnabels und seiner Äste ist seine Wirksamkeit als dorsaler Zangenarm einer Kiefergreifzange also eingeschränkt, sie ermöglicht aber andererseits erst die Entfaltung einer partiellen „funktionellen" Wange, wie sie *Aphanopus* mit der Vergrößerung der maxillaren Hautfalte der Teleosteer zeigt.

Die Bildung dieser Hautfalte beginnt ja bei den Actinopterygiern mit der Lösung des „neuen" Oberkiefers vom „alten" Oberkiefer und der Ausbildung eines Processus coronoideus mandibulae. Und mit dieser Entwicklung im Zuge der „Vorverlagerung der Mundhöhlen- und Kieferfunktion" (Hofer, 1945; Günther, 1953) entsteht ein häutiger Verschluß des primären Kieferwinkels der Palaeonisciden. Die Flächenentwicklung der Hautfalte hängt hierbei von der Beweglichkeit des Maxillares gegenüber dem Unterkiefergelenk ab und somit von der Ausprägung des Processus coronoideus der Mandibel und der Länge der Bänder, durch die der „neue" Oberkiefer an diesem Processus befestigt ist. Ist der Processus hoch und das an seiner Bildung beteiligte Articulare nicht gerade kurz, kann von der dann beträchtlichen und bei aktivierten Kiefern aufgespannten Hautfalte als von einer partiellen „funktionellen" Wange gesprochen werden. Aber erst im Maxillarapparat ist die Wangenbildung vollendet als ein völliger oder doch fast völliger, häutiger Verschluß auch des „sekundären" Kieferwinkels (siehe vorn) zwischen dem Maxillare und dem Praemaxillare einerseits und dem Unterkiefer andererseits (Günther, 1953). Während also die maxillare Hautfalte allen Teleosteern primär zukommt, ist ihre Ausbildung zu einer „funktionellen" Wange (Günther, 1953) immer an Spezialisierungen des Kieferapparates geknüpft, und auch eine partielle „funktionelle" Wange ist bei den Teleosteern nicht allgemein verbreitet.

Die Aktivierung der Kieferzange für den Beuteerwerb ist nun auch bei *Aphanopus* an die Absenkung der Mandibel gekoppelt. Daß dabei die Caudalenden der Oberkieferäste die Mandibelbewegung begleiten, ist vornehmlich durch ihre Anbänderung über das Lig. maxillo-mandibulare mediale verursacht, wie dessen Spannung während der Öffnungs- und Schließbewegung zeigt. Das Lig. maxillomandibulare aber ist bei diesen Bewegungen nicht völlig gespannt und bildet wohl nur den Mundrand zwischen dem „neuen" Oberkiefer und dem Unterkiefer, und auch das Lig. primordiale, das nur eine sehnige Verdichtung in der maxillaren Hautfalte darstellt, ist überhaupt nur bei maximal aktivierten Kiefern gespannt, wobei es einen gewissen Zug caudo-ventrad auf den Oberkieferschnabel ausübt (Abb. 16: *III, II, I*). Diesem Zug kann der Oberkieferschnabel in der Articulatio vomero-maxillaris gleitend folgen, wodurch das Lig. intermaxillare fest gegen das vomerale Widerlager des Schnabels gepreßt wird. Viel beträchtlicher und auffälliger als diese Bewegung ist aber die Rostradbewegung der Caudalenden des Oberkieferschnabels infolge ihrer

Anbänderung an den Processus coronoideus der Mandibel. Dabei erfolgt in der Articulatio vomero-maxillaris wesentlich nur eine Drehbewegung um eine zu denkende transversale Achse. Hierdurch werden die Äste des Oberkieferschnabels schräg aufgestellt, und die bei geschlossenem Maule medial vom Lacrimale gelegene maxillare Hautfalte wird als partielle „funktionelle" Wange aufgespannt. Diese wegen der Größe des Articulares (Abb. 16: *Art*) großflächige Hautfalte verstärkt den Einsaugstrom des Nahrungserwerbsapparates von *Aphanopus*, da sie das Hubvolumen der Mundhöhle vergrößert. Sie verschließt nämlich beträchtlich den Kieferwinkel einerseits zwischen den Elementen des „alten" und des „neuen" Oberkiefers, und andererseits dem Unterkiefer, wodurch auch die Mundöffnung verkleinert wird. Eine nur partielle „funktionelle" Wange liegt aber deshalb vor, weil der gleichsam „sekundäre" Kieferwinkel zwischen dem „neuen" Oberkiefer und dem Unterkiefer offen bleibt, da *Aphanopus* keinen Maxillarapparat besitzt, die Kiefer aber zudem noch rostrad verlängert hat. Die Beweglichkeit des Oberkieferschnabels des *Aphanopus* ist von der Beweglichkeit eines Maxillarapparates deutlich verschieden insofern, als die Praemaxillaria beider Seiten ohne Ausbildung längerer Processus ascendentes in einer rostro-caudal langgestreckten Symphyse miteinander vor dem Neurocranium verbunden sind, und insofern, als die Praemaxillaria mit den Maxillaria bindegewebig fest verwachsen sind, so daß sie mit den Maxillaria zusammen in der Articulatio vomero-maxillaris des Oberkiefers am Neurocranium geführt werden. Eine eigentliche Protrusibilität des Oberkieferschnabels bzw. der Praemaxillaria gegenüber dem Neurocranium ist also nicht gegeben. Seine Rostradbeweglichkeit besteht wie geschildert nur in einer Rostradführung seiner Caudalenden, die aber bei *Aphanopus* infolge der Größe des Articulares beträchtlich ist; denn der hohe Processus coronoideus bewegt sich bei maximaler Absenkung des Unterkiefers in starkem Maße rostro-ventrad (vgl. Abb. 13 und 16: *Proccor*). Die dadurch so erhebliche Aufstellung des Oberkieferschnabels wird aber noch verstärkt, weil *Aphanopus* im Zusammenhang mit der Bildung einer Schnauze das Neurocranium zur Waagerechten anhebt als Beitrag zur Lösung des „Problems des günstigen Wirkungswinkels" der Kieferöffnung (Günther, 1953; vgl. Abb. 13 und 16). Diese Bewegung erfolgt um einen Drehpunkt in der vorderen Wirbelsäule durch die Kontraktion der in den caudo-dorsalen Schädelgruben ansetzenden epaxonischen Rumpfmuskulatur (Abb. 4, 16: *MEpax*). Aus der morphologischen und funktionellen Evidenz geht somit klar hervor, daß *Aphanopus* — wie übrigens auch *Sphyraena* und *Esox*, deren Kiefergreifzange allerdings jeweils anders konstruiert ist — den Vorteil einer zum Fangbiß geeigneten Kiefergreifzange mit dem Vorteil der Einsaugverstärkung durch eine partielle „funktionelle"

Wange verknüpft hat. Dieses Einsaugen dient ja im Nahrungserwerbsapparat nicht nur dem Einschwemmen von Beutetieren, sondern auch dem Transport der mit den Kiefern ergriffenen Beutetiere in den Schlund. In diesem Zusammenhang sei an die Angaben im bionomischen Kapitel erinnert, die wohl dahingehend aufgefaßt werden dürfen, daß *Aphanopus* kleine Beutetiere anscheinend bevorzugt und regelrecht ohne Kieferzugriff einschwemmt.

Nach der insoweit erfolgten Analyse der Kieferverhältnisse des *Aphanopus* und insbesondere der „biologischen Rolle" (Bock und von Wahlert, 1965) des „neuen" Oberkiefers als dorsalen Zangenarmes einer Kiefergreifzange, zugleich aber auch als eines Spannrahmens für die Entfaltung einer partiellen „funktionellen" Wange, sollen nun die Bedingtheiten der bisher analysierten Oberkieferbewegungen im Rahmen jener anderen Bewegungsabläufe untersucht werden, die auch mit der Absenkung des Unterkiefers gekoppelt sind und zur seitwärtigen Ausschwenkung der Suspensorien führen. Diese Bewegungsabläufe sind offenbar für alle Teleosteer charakteristisch mit Ausnahme extrem spezialisierter Formen (vgl. Günther und Deckert, 1959, für *Malacosteus*) und in ihrem Mechanismus von Petersen (1914) und van Dobben (1937) beschrieben worden.

Ihr Ergebnis besteht darin, daß die caudalen Elemente der „alten" Oberkiefer, die über den Kieferstiel am Neurocranium abgestützten Quadrata, mit den Unterkiefergelenken laterad ausgeschwenkt werden; die palatinalen und hyomandibularen Gelenkungen ermöglichen diese Bewegung. Sie ist über den kompliziert wirkenden Mechanismus der Ceratohyalhebel mit der Absenkung des Unterkiefers in einem und demselben Arbeitsgang gekoppelt. Die biologische Bedeutung dieses Bewegungsablaufes besteht in seiner Effektivität für die besondere Funktionsweise, die das Viscerocranium der Teleosteer in seiner „biologischen Rolle" auch als Atmungsapparat entwickelt hat. Die mit der Absenkung der Mandibel gekoppelte seitwärtige Ausschwenkung der Suspensorien bedingt aber zwangsläufig auch eine seitwärtige Spreizung der beiderseitigen Rami, sowohl der „alten" wie der „neuen" Oberkiefer, und der Unterkiefer, die ihre größte seitwärtige Exkursion an den caudalen Enden dieser Elemente findet.

All dies gilt auch für *Aphanopus*, jedoch ist hier nun die Frage nach der Ausgiebigkeit dieser Bewegungen im Syncranium des *Aphanopus* relevant; denn wenn oben der „neue" Oberkiefer des *Aphanopus* als dorsaler Zangenarm einer Kiefergreifzange aufgefaßt werden konnte, zugleich aber auch als Spannrahmen für die Entfaltung einer partiellen „funktionellen" Wange, dann ist hierin auch der Antagonismus beider Einrichtungen in ihren extremen Wirkungsgraden impliziert.

Die Kinetik des ganzen Oberkieferschnabels und seiner Äste, die seine Wirksamkeit als dorsaler Zangenarm einer Kiefergreifzange ein-

schränkt, während sie andererseits erst die Entfaltung einer immerhin partiellen „funktionellen" Wange ermöglicht, entspricht der gesteigerten Splanchnokinetik, die *Aphanopus* wie die meisten Teleosteer zeigt. Wie aber findet die gesteigerte Splanchnokinetik in den Strukturen des Syncraniums von *Aphanopus* ihren Hintergrund? Steigerung der Splanchnokinetik bedeutet — verbunden mit einer starken Beweglichkeit des Ceratohyalhebels gegenüber dem Mandibularbogen — eine stärkere Ausschwenkbarkeit der Suspensorien. Diese muß in den craniosuspensorialen Gelenkungen gegeben sein. Bei *Aphanopus* besteht hier eine G e l e n k d r e i h e i t ; denn zusätzlich zu dem rostralen Craniopalatinalgelenk und dem caudalen Craniohyomandibulargelenk ist bei *Aphanopus* sehr deutlich ein Gelenk zwischen dem Caudalende des Palatinums und dem Lateralethmoidflügel des Neurocraniums ausgebildet, wie schon vorn beschrieben. Die Bewegungen im vorderen und hinteren Gelenk erfolgen im Rahmen der von Petersen (1914) analysierten Gesetzmäßigkeiten. Wegen der bei *Aphanopus* nur geringen Divergenz der Gelenkachsen ist der Schub im rostralen Gelenk nur mäßig, und auch die Drehbewegung des Palatinums wird von dem hier ellipsoiden Gelenk gestattet. Die Abduktion der Suspensorien verläuft unter Straffung des Lig. mesethmoideo-palatinale mediale. Da *Gadus* keine engere Articulatio ethmo-palatina besitzt, hat eine solche bei Petersen keine Beachtung gefunden. Für den hinsichtlich der craniopalatinalen Verbindung disarteten (nach Swinnerton aus Hofer, 1945) *Aphanopus* (Abb. 13: *Arp, Aep, Pal*) aber muß sie im Ablauf der Suspensoriumsbewegung betrachtet werden. Während der Suspensoriumsabduktion bewegt sich die Gelenkpfanne des Palatinums latero-rostrad und dorsad um den Condylus des Lateralethmoids herum, so daß der mediale Pfannenrand etwas rostrad verschoben unter dem Condylus liegt. Die Articulatio ethmo-palatina erfährt hierbei also eine beträchtliche Luxation, die durch das Lig. lateroethmoidale palatinale begrenzt wird. Das Lacrimale, das dem Lateralethmoidflügel mit der medialen Knorpelfläche seines dorsalen Processus im Orbitavorderrand anliegt, wird bei der Bewegung der Knorpelpfanne lediglich ein wenig abgespreizt. Die Rostradkomponente der Palatinpfannenbewegung erklärt sich aus dem auf den palatinalen Schenkel des Suspensoriums ausgeübten Schub (Petersen, 1914), und die Exkursion latero-dorsad ergibt sich aus der Lage der Articulatio ethmo-palatina in der Suspensoriumsebene unterhalb der Verbindungslinie der Articulatio rostro-palatina mit der Articulatio cranio-hyomandibularis. Diese Exkursion ist zudem so beträchtlich, weil der Abstand der beiden cranio-palatinalen Gelenke voneinander wegen der starken Rostradverlängerung des Palatinums groß ist (Abb. 7: *PfArp, PfAep*) und so die Articulatio ethmo-palatina dem Unterkiefergelenk, das die größte Exkursion laterad erfährt, wesentlich

näher liegt (Abb. 16: *Arp, Aep, Qua, Art*). Da das Maulöffnen der Teleosteer normalerweise mit begleitender Suspensoriumsausschwenkung erfolgt (Petersen, 1914), ist es klar, daß die Articulatio ethmopalatina bei *Aphanopus* nicht als Abstützung des Palatinums gegen Druckbeanspruchung dorsad funktionieren kann, wenn die Kiefer voll aktiviert sind.

Die Steigerung der Splanchnokinetik geht innerhalb der Actinopterygii einher mit der in vertikaler und transversaler Richtung zunehmenden Beweglichkeit des Ceratohyalhebels; ihr Ausmaß aber ist für das schmal gebaute und rostral spitz zulaufende Syncranium von *Aphanopus* einigermaßen verblüffend. Obwohl die Ceratohyalhebel bei geschlossenem Maule ganz zwischen den Mandibelästen eingeschlossen sind, vermag *Aphanopus* es nämlich, den Ceratohyalhebel in beträchtlichem Ausmaße ventrad abzusenken (mehr noch, als es Abb. 16: *Ch* zeigt) und laterad zu spreizen. Eine sekundär eingeschränkte Splanchnokinetik, wie sie bei *Belone* etwa für die Kiefer tatsächlich besteht (Andrijaschew, 1945), und wie sie eine erste Betrachtung des Syncraniums von *Aphanopus* auch für ihn erwarten läßt, ist also nicht gegeben. Vielmehr wird infolge der Aktivierung der Ceratohyalhebel der Binnenraum zwischen den Mandibelästen durch Spreizung etwa vervierfacht und die Kopfhöhe wird, bei vertikaler Messung durch das Auge, durch die Ausfaltung des Mundbodens nach ventrad etwa verdoppelt. Die Aktivierung des Nahrungserwerbsapparates bedeutet also auch bei *Aphanopus,* wie bei vielen Teleosteern, eine erhebliche Aufspannung des Viscerocraniums in transversaler und vertikaler Richtung. Die Rolle, die der Ceratohyalhebel hierbei spielt, ist für die Teleosteer allgemein bekannt (Holmquist, 1910; Woskoboinikoff, 1932; van Dobben, 1937; Tschernavin, 1948, 1953). Eine Einbeziehung des Glossohyale in den Bewegungsmodus des Ceratohyalhebels, wie sie bei *Aphanopus* vorliegt, ist jedoch bisher nicht beschrieben worden. Ob daneben *Aphanopus* das Glossohyale wie *Esox* (Weed, 1925) beim Verschlingen der mit der Kiefergreifzange gepackten Beutetiere benutzt, ist nicht sicher zu sagen. Das Glossohyale von *Aphanopus* ist jedenfalls nicht bezahnt.

Bei der Aktivierung der Ceratohyalhebel erfolgt über den anschließend beschriebenen „Glossohyalmechanismus“ eine Drehung der Ceratohyalhebel um ihre Längsachse, während ihre Caudadführung und Spreizung in typischer Weise durch den M. sternohyoideus bewirkt wird. Sein Zug caudad greift ja über die rostralen Urohyalligamente an den Hypohyalia an und zugleich an der ventralen Kiemenkorbmediane mit seiner umgekehrt Y-förmigen Insertionssehne zu den Hypobranchialia 3. Infolge der bei *Aphanopus* sehr engen Verbindung des Ceratohyalhebels mit dem Interoperculum und infolge der Caudad-

richtung des Interhyale schon in der Ruhestellung setzt sich der Caudadschub der Hebel, der durch die Kontraktion des M. sternohyoideus hervorgerufen wird, sofort in eine Spreizung um, die auf die Suspensorien unverzüglich ausschwenkend einwirkt. Demzufolge beginnen auch sofort die Mandibelrami sich zu spreizen, wodurch die Ceratohyalhebel erst zwischen ihnen hervor ventrad zu gleiten vermögen. Das Glossohyale ist nun, wie vorn beschrieben, beweglich und durch Bänder mit den Hypohyalia verbunden (Abb. 9, 10, 16: *Gh, Hh, XIX*). In der Ruhelage ist das Glossohyale leicht ventrad geneigt, und die Ceratohyalhebel haben zwischen den Mandibeln ihre Dorsalkante um die Hebellängsachse etwas laterad gedreht. Wenn nun die Hebel bei der Maulöffnung mit der Absenkung beginnen, legt sich das Glossohyale der Mundbodenhaut und dem M. protractor hyoidei auf. Durch die weitere Absenkung der Hebel bis zur maximalen Steilstellung wird die Mundbodenhaut gespannt, und der M. protractor hyoidei wird gedehnt. Hierbei wird das Glossohyale, weil es beiden eng aufliegt, dorsad gedrückt (Abb. 16: *Gh, 13*). Es macht also eine Drehbewegung dorsad, in der die Ligamente zwischen dem Glossohyale und den Hypohyalaußenseiten gespannt werden. Diese Spannung aber bedeutet nach der Zugrichtung der Ligamente einen Zug auf die Hypohyalia rostrad, dorsad und mediad. Da die Hypohyalia rostro-dorsal aneinander artikulieren (Abb. 9: *Hh*), können sie diesem Zug nur hier aneinander drehend folgen, wobei ihre Ventralkante latero-rostrad und dorsad gedreht wird. Wegen der eigenartigen synchondrotischen Verbindung der Hypohyalia mit den Ceratohyalia (Abb. 8: *Hh, Ch*), die den Hypohyalia nur eine geringe Drehung mediad um ihre Längsachse gegenüber den Ceratohyalia erlaubt, macht der ganze Ceratohyalhebel die Drehbewegung mit. Diese Bewegung erfolgt unter dem absenkenden Zug des M. sternohyoideus. Die elastische Spannung der Mundbodenhaut und des M. protractor hyoidei ist hierbei so groß, daß die Urohyalligamente (Abb. 10: *Uh, XX*) entgegen der Zugrichtung des M. sternohyoideus mit ihren Ansätzen an den rostro-ventralen Vorderecken der Hypohyalia gespreizt werden. Da das Glossohyale infolge seines Ruheabstandes von der Mundbodenhaut dieser erst aufgelegt werden muß, drehen sich die Hebel erst um ihre Längsachse, wenn sie zwischen den Mandibelrami hervorgeglitten sind. Durch die Spreizung der Ceratohyalhebel und verstärkt durch deren Drehung um die Längsachse werden die Mm. hyohyoidei ventrales, die sich ja überkreuzen, gedehnt, was ihre Kontraktion im lebenden Tier nur um so wirkungsvoller macht. Der Zug dieser Muskeln stellt die Radii branchiostegi auf, wodurch die Branchiostegalmembran aufgespannt wird. Infolge der Drehung der Ceratohyalhebel um ihre Längsachse aber werden die Branchiostegalstrahlen leicht laterad geführt, und damit wird der branchiostegale Teil der

postbranchialen Kiemenhöhle beträchtlich erweitert. Das so vergrößerte Hubvolumen verstärkt in Zusammenwirkung mit der im aktivierten Nahrungserwerbsapparat aufgespannten partiellen „funktionellen" Wange den bei der Maulöffnung eingesaugten Wasserstrom. Während so der Glossohyalmechanismus im Nahrungserwerbsapparat des *Aphanopus* anscheinend von erheblicher Bedeutung ist, spielt er im Atmungsapparat nur bei stärkeren Atmungsbewegungen eine Rolle; denn in den vermutlich wie bei allen Teleosteern nur geringen Ruheatmungsbewegungen wird das Glossohyale dem Mundboden gar nicht aufgelegt.

Daß der Atmungsapparat des *Aphanopus* bei stärkeren Atmungsbewegungen in der von Woskoboinikoff (1932) für die Teleosteer allgemein dargestellten Weise unter Mitwirkung der Ceratohyalhebel, und damit bei *Aphanopus* unter Einbeziehung des Glossohyalmechanismus in die Erweiterung der postbranchialen Kiemenhöhle, arbeitet, braucht nicht bezweifelt zu werden, da die einschlägigen Strukturen und Muskeln teleosteerhaft ausgebildet sind. Für die Ruheatmung des *Aphanopus* jedoch spielt sicher ein Atmungsmodus eine Rolle, wie ihn Woskoboinikoff (1932) als „autonome Wirkung des opercularen Klappenteiles" beschrieben hat.

Woskoboinikoff meint hiermit eine Atmungsweise, bei der die Ceratohyalhebel überhaupt nicht stärker abgesenkt werden, und bei der der Atemwassereinstrom vor allem durch Fächelbewegungen des Kiemendeckels erzeugt wird. Das Maul sei hierbei halb geöffnet. In der Tat ist solche Atmung bei Fischen oft zu beobachten.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch *Aphanopus* eine solche Ruheatmung zeigt. Denn einmal werden bei ihm die Ceratohyalhebel von den Mandibelrami bei adduziertem Unterkiefer ventral umschlossen, weshalb ihre Absenkung schon für die Ruheatmung eine erhebliche Aktivierung des Viscerocraniums erfordern würde. Zum anderen aber ist bei *Aphanopus* die Muskulatur des Kiemendeckels gut ausgebildet; der M. dilatator operculi ist sogar durch Erweiterung seines Ursprungsgebietes deutlich verstärkt, und der Kiemendeckel erstreckt sich großflächig bis an die Ventralkante des Kopfes (Abb. 13: *Pop, Op, Sop, Iop, 6, 10*; Abb. 8: *Pop, Op, Sop, 6, 9b, 10*). Diese Voraussetzungen für eine „autonome Wirkung des opercularen Klappenteiles" sind also bei *Aphanopus* gegeben. Zudem ist bei *Aphanopus* ein Einstrom des Atemwassers noch bei adduziertem Unterkiefer möglich, weil seine Mundspalte infolge der Krümmung des „neuen" Oberkiefers auch bei adduziertem Unterkiefer seitlich offen ist (Abb. 5: *Pmx, Mnd*). In Zusammenhang damit sind die Mundvela bei *Aphanopus* etwas caudad versetzt und erhöht.

Die verstärkte Atmung aber geht zweifellos unter Mitwirkung der Ceratohyalhebel vor sich (Woskoboinikoff, 1932), das heißt aber, mittels gesteigerter Splanchnokinetik, die ja für die Teleosteer ein wesentliches Moment ihrer phylogenetischen Adaptiogenese darstellt.

Von Bedeutung für den Nahrungserwerbsapparat des *Aphanopus* ist noch die „Pharyngealzange" (Kayser, 1962), deren Grundlage die Schlundknochen bilden. Sie dient allgemein bei pelagischen Raubfischen dem Ergreifen der Beutetiere, die sie auch in den Schlund hineinstößt (Andrijaschew, 1945). Ein allgemeines Schema der Bewegungen dieses Apparates bei solchen pelagischen Knochenfischen, die als Räuber leben, hat Andrijaschew (1945) aufgrund von Beobachtungen an lebenden Fischen gegeben.

Danach machen die oberen Schlundknochen (meistens die Pharyngobranchialia 2 - 4) bei Aktivierung zuerst eine kräftige Bewegung laterad und wenig rostrad. Dann senken sie sich ventrad unter gegenseitiger Annäherung und energischer Bewegung zum Schlunde hin. In dieser Phase also haben sie die Beute gepackt. Bevor die Schlundknochen die Beute in den Schlund hineinstoßen, verharren sie einige Sekunden unter tonischer Kontraktion ihrer Muskulatur. Die unteren Schlundknochen stellen die Antagonisten der oberen dar. Betont wird von Andrijaschew eine beträchtliche Längsverschiebung der dorsalen Schlundknochen zum Schlunde hin. Diese wird aktiv sicherlich vor allem durch die Mm. retractores ossium pharyngealium bewirkt.

Die Schlundknochen sind bei *Aphanopus* entsprechend ausgebildet. Ferner konnten solche Bewegungen noch teilweise an frischtoten Exemplaren des *Aphanopus* — das gilt auch für den noch zu behandelnden *Merluccius* — beobachtet werden. Schließlich aber deuten auch die anatomischen Ergebnisse darauf hin, daß die Pharyngealzange des *Aphanopus* nach obigem Schema arbeitet.

Zusammenfassend kann über den Nahrungserwerbsapparat des *Aphanopus* gesagt werden, daß er in für Teleosteer ungewöhnlicher Weise mit dem „neuen" Oberkiefer als dorsalen Zangenarm in einer Stoßraubschnauze unter Beibehaltung der gesteigerten Splanchnokinetik konstruiert ist. Dabei wird die Effektivität des Apparates gegenüber kleinen Beutetieren durch die Ausbildung einer partiellen „funktionellen" Wange erhöht. Die aber damit verbundene Verkleinerung der Mundöffnung wird durch die Rostradverlängerung der Kiefer teilweise wieder aufgehoben, so daß zwar nicht tatsächlich große, aber doch auch größere Beutetiere mit Hilfe der „Stoßraubschnauze" angenommen werden können. Dies zeigen die funktionsmorphologischen Befunde und auch die bionomischen Daten. Dabei ist die Beißfestigkeit des „neuen" Oberkiefers in komplizierter und sehr abgeleiteter Weise, und weniger zuverlässig als bei den ersten Actinopterygiern, hergestellt worden. Aber diese Konstruktion ist ja auch auf

der Grundlage gesteigerter Atemwasserversorgung erfolgt, die bei *Aphanopus* dann auch als konsequent für den Nahrungserwerbsapparat genutzt erscheint.

Da bei den nah verwandten und ursprünglicheren Gempyliden (Gregory, 1933; Tucker, 1956) eine Verwachsung von Praemaxillare und Maxillare die Ausnahme (Matsubara und Iwai, 1958), bei den Trichiuriden aber die Regel darstellt, darf vielleicht angenommen werden, daß die Gempyliden und somit auch die Trichiuriden sich über scombroide Formen aus percoiden Ahnen entwickelt haben (Gregory, 1933; Bertin und Arambourg in Grassé, 1958), die einen Maxillarapparat besaßen.

In der Entwicklung des Kieferapparates der Trichiuroidei muß die schnabelartige Verbindung der Praemaxillaria eine wesentliche Rolle gespielt haben, wie deren Auftreten bei den Scombroidei und Trichiuroidei zeigt.

6. Zur Topographie des Syncraniums von *Merluccius merluccius*

Wie schon für *Aphanopus* liegt auch für *Merluccius* eine Topographie des Syncraniums, die als Grundlage einer Funktionsanalyse dienen könnte, in der Literatur nicht vor. Hier soll nun die Osteologie erarbeitet werden. Für das Vorgehen hinsichtlich der Myologie aber vergleiche den Abschnitt 6.2, zur Myologie.

Die Osteologie konnte unter Verwendung ausführlicherer, osteologischer Literatur über das Genus *Gadus* erstellt werden. *Gadus* und *Merluccius* sind ja näher miteinander verwandt, und nach Günther (1862) unterscheidet sich

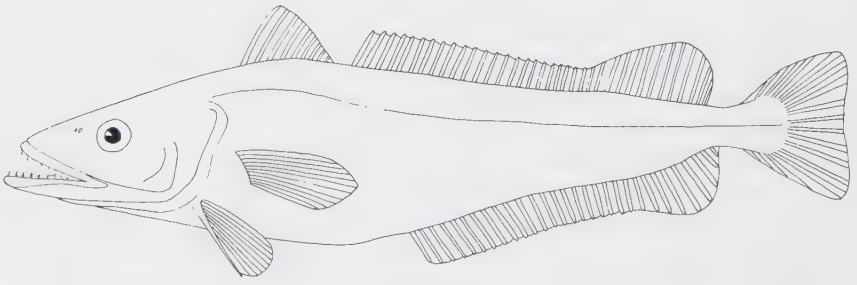


Abb. 18. *Merluccius merluccius:* Habitusbild aus Riedl, 1963, verändert.

der Schädel des *Merluccius* in seiner Struktur nicht von dem des Genus *Gadus*, abgesehen von den Eigentümlichkeiten die von der äußeren Form abhängen. Es konnten herangezogen werden die Arbeiten von Brooks (1885) und Bütschli (1921) sowie die Angaben über die Gadiformes bei Goodrich (1909), Berg (1958) und Bertin und Arambourg (1958).

6.1 Zur Osteologie

6.11 Das Neurocranium

Das Neurocranium der Gadiformes ist allgemein ziemlich langgestreckt, aber zugleich breit und niedrig (Abb. 19, 20). Verglichen mit einem typischen Gadus-Neurocranium ist das Neurocranium von *Merluccius* im Bereich des Ethmo-Vomer-Blockes und der Interorbitalbrücke noch breiter.

Die Schnauze von *Merluccius* ist gegenüber den Schnauzen von *Aphanopus* und *Esox* nur kurz; der verknöcherte Ethmo-Vomer-Block ist bei *Merluccius* sogar kürzer als das Schädelgewölbe. Er wird zwar rostrad verlängert durch den Rostralknorpel der Gadiformes (*Praerostrale*, Petersen, 1914), aber doch nur etwa auf die Länge der postorbitalen Schädelregion. Außerdem gehört der Rostralknorpel nicht zur Konstruktion des festen Schnauzendaches, sondern zum Bewegungsmechanismus des Oberkieferapparates. *Aphanopus* und *Esox* haben dagegen eine ausgesprochene Schnauze durch Streckung der praeorbitalen Schädelregion ausgebildet. Dennoch entsteht auch für *Merluccius* der Eindruck einer Schnauze wegen seines tiefgespaltenen Raubmaules; bei ihm liegt das Unterkiefergelenk unter der caudalen Hälfte der Orbita. Daß bei den Gadiden das Unterkiefergelenk weiter rostrad verlegt sein kann, zeigt ein Vergleich von *Merluccius*, der ein endständiges Maul besitzt, mit jenen Gadiden, die ein unterständiges Maul haben wie etwa *Gadus aeglefinus*.

Der oben erwähnte Rostralknorpel (Abb. 19, 21, 22, 26: *R*) ist ein solides Knorpelstück mit einer Bandfaserhülle. Er liegt mit seiner rostro-ventrad abgeschrägten und median konkaven Caudalfläche einem medio-rostralen Kiel, den Vomer und Mesethmoid bilden, verschiebbar an. Mit diesem Kiel beginnt also rostral der Ethmo-Vomer-Block des *Merluccius*. Der Vomer von *Merluccius* (Abb. 19, 20: *Vo*) ist breiter als bei *Gadus* und auch stärker bezahnt. Er trägt eine vordere Reihe feststehender, kurzer Kegelzähnchen, von denen die vordersten caudo-ventrad gekrümmt sind, die seitlichen aber caudo-ventrad und zugleich mediad. Dahinter steht eine zweite Reihe längerer Kegelzähne mit entsprechender Krümmung, die alle gemäß dieser Krümmung caudad bzw. caudo-mediad umlegbar sind. Wie bei *Aphanopus* trägt der Vomer wieder jederseits eine rostro-laterale Gelenkfacette (Abb. 20: *GVo*) für eine Articulatio vomero-maxillaris. Dem Vomer ist das Mesethmoid dorsal aufgelagert, und es ist mit ihm breit knorplig verbunden (Abb. 20: *Mes*).

Während bei *Aphanopus* in der Seitenwand des Ethmo-Vomer-Blockes die Lateralethmoide etwa vertikal stehen, sind sie bei *Merluccius*

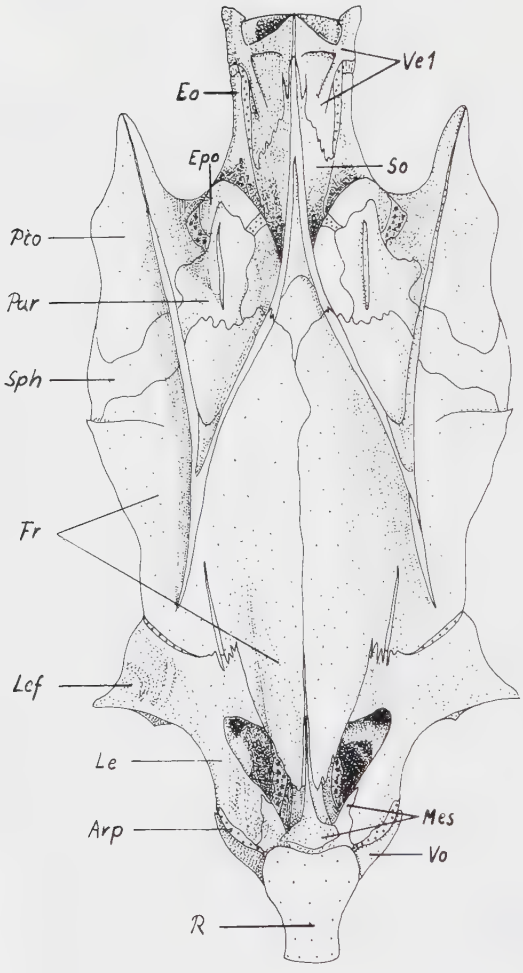


Abb. 19. *Merluccius merluccius:* Neurocranium von dorsal mit dem Rostralknorpel und dem ersten Wirbel, der mit dem Schädel verwachsen ist.

schräg dorso-laterad gerichtet, so daß sie praeorbital die Palatina dorsal überwölben (Abb. 19—22: *Le*). Dort, wo das Lateralethmoid an den Vomer und das Mesethmoid herantritt, tritt wieder das Chondrocranium als Knorpelecke nach außen. Und wieder bildet die leicht konvexe Seitenfläche dieser Knorpelecke mit einer leicht konkaven Gelenkfläche der Medialseite des rostralen Palatinumfortsatzes eine A r t i c u l a t i o

rostro-palatina (Abb. 19, 20, 22: *Arp*). Auf die Sicherung dieser Articulatio rostro-palatina durch Bänder soll erst bei der Beschreibung des Bandapparates, der die Aufhängung der Oberkiefer am Neurocranium besorgt, eingegangen werden.

Der Lateralethmoidflügel im Vorderrand der Orbita lädt bei *Merluccius* weit seitlich aus (Abb. 19, 33: *Lef*). Auf der lateralen Hälfte seiner ventro-rostrad gerichteten Unterkante trägt er eine Knorpelpfanne, in die ein Gelenkstempel des Lacrimale paßt (Abb. 20, 21: *GLa*).

Im Gegensatz zu *Aphanopus* gibt es bei *Merluccius* keine durchgebildete Articulatio ethmo-palatina. Vielmehr besteht sie hier nur aus einem Knorpelwulst, der der Sutur dorsal aufgelagert ist, in der das Palatinum mit dem Ecto- und Entopterygoid zusammentritt. Diesem Wulst entspricht aber am Lateralethmoidflügel keine Gelenkfläche, sondern das Palatinum ist lediglich durch ein Ligamentum lateroethmoidale palatinale an der Unterseite des Lateralethmoidflügels aufgehängt. An dem Knorpelwulst inseriert rostral ein Teil der Portion $A_1\beta$ des M. adductor mandibulae, und caudal setzt an ihm der M. adductor arcus palatini an, der somit den ganzen Orbitaboden überzieht.

Auf dem Dach des Ethmo-Vomer-Blockes liegen die Nasalia (Abb. 21, 22, 23: *Nas*). Sie überragen das Neurocranium rostrad. Dabei liegen sie mit ihren dorsad gebogenen Medialrändern dem Rostralknorpel dorsolateral an. Sie reichen so bis an die Praemaxillarköpfe heran (Abb. 21: *Nas, Pmx*).

Die Interorbitalbrücke ist bei *Merluccius* entsprechend der eigenartigen Rostraderstreckung des Gehirns der Gadiformes ausgebildet. Sie besteht aus dem relativ kleinen, doppelten und häutigen Interorbitalseptum (Abb. 20: *Ios*) und der Orbitadecke, die rostral von den Frontalia (Abb. 19-22, 33: *Fr*) und den diesen von ventral anliegenden, caudalen Auswüchsen der Lateralethmoide gebildet wird (Abb. 20: *Fr, Le*); caudal dagegen wird sie von den Frontalia allein gebildet, die bei *Merluccius* nicht ohne Sutur verwachsen sind wie bei *Gadus*.

Das Interorbitalseptum ist nur klein, weil sich die Lateralethmoide und die Frontalia mit medialen Lamellen in die Orbita ventrad hinabwölben. Dabei bleibt zwischen den Lamellen der beiden Seiten ein kanalartiger Raum offen, der nach unten vom Interorbitalseptum verschlossen ist. In diesem Kanal ziehen die beiderseitigen Trunci olfactorii zu den praeorbitalen Bulbi olfactorii, von denen dann die kurzen Nervi olfactorii ausgehen (Goodrich, 1909; Nikolski, 1957). Die Nerven treten dann an das Riechepithel der Nase heran, indem sie rostrad unter den Lateralethmoiden hervorziehen und laterad über deren rostrale Erstreckung zu den Nasenräumen hinübergehen, die dicht vor den seitlichen Lateralethmoidflügeln liegen.

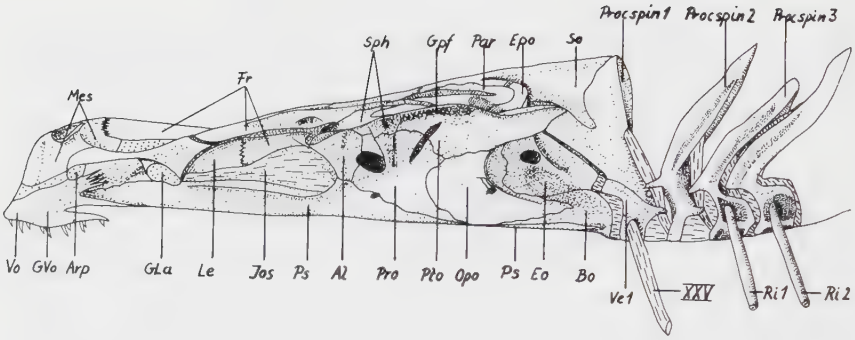


Abb. 20. *Merluccius merluccius:* Neurocranium von lateral mit den ersten vier Wirbeln der Wirbelsäule; der erste ist mit dem Schädel verwachsen.

Caudal schließen an die Interorbitalbrücke die Alisphenoide (Abb. 20: *Al*) und die Rostralkanten der Prootica an, womit der Bereich des Schädelgewölbes beginnt. Auf das Dach des Schädelgewölbes zieht die epaxonische Rumpfmuskulatur in vier Spitzen (Abb. 21: *MEpax*), denen jederseits vier dünne Seitenlinienkanalknöchelchen aufliegen (Abb. 21: *Skn*). Der erste Wirbel ist mit dem Schädelgewölbe verwachsen (Abb. 19, 20: *Ve 1*). Sein Processus spinosus (Abb. 20: *Procsp 1*) ist mit dem deutlichen Supraoccipitalkamm (Abb. 19, 20: *So*), der aber niedriger als der von *Gadus* ist, in einer Sutur verwachsen. Mit den Exoccipitalia ist der Wirbelkörper durch zwei ganz kurze, straffe Ligamente verbunden und mit dem Basioccipitale straff sehnig (Abb. 20: *Ve 1, Eo, Bo*). Zwischen dem ersten und zweiten Wirbel ist eine Vertikalbewegung des Neurocraniums möglich, die sich auch noch auf die nächsten, folgenden Wirbel verteilt. Obwohl auch bei *Aphanopus* das Neurocranium angehoben werden kann, verteilt sich bei ihm die Beweglichkeit über einen größeren Bereich der Wirbelsäule und ist nicht so klar auf deren vordersten Abschnitt beschränkt wie bei *Merluccius*. Der hier bei *Merluccius* ausgebildete Ligamentapparat zwischen den vorderen Wirbeln ist aus der *Abbildung 20* klar ersichtlich.

Die Seitenwand des Schädelgewölbes besteht im wesentlichen aus dem Sphenoticum und dem Pteroticum dorsal (Abb. 19 - 21: *Sph, Pto*) und aus dem Prooticum und dem großen Opisthoticum ventral (Abb. 20: *Pro, Opo*). Die zwei Pfannen des Craniohyomandibulargelenkes liegen wie bei *Aphanopus* auf der Unterseite der Außenkanten des Sphenoticums und des Pteroticums (Abb. 20: *Gpf*). An der vorderen Pfanne hat außer dem Sphenoticum das Prooticum medio-ventral Anteil. Die caudale Pfanne liegt ganz im Pteroticum. Das Scharniergelenk ist wieder durch ein kapsulares Ligament (Brooks, 1885) gesichert wie wohl ganz allge-

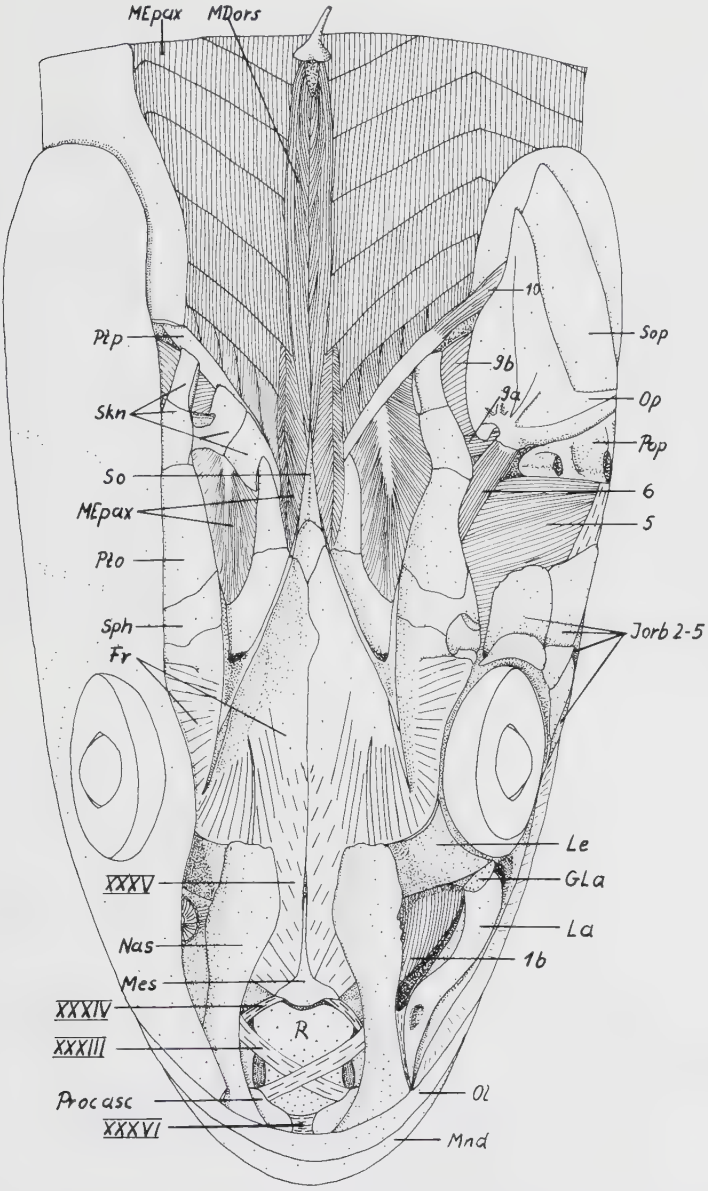


Abb. 21. *Merluccius merluccius:* Kopf und Vorderrumpf von dorsal nach Entfernung der Haut, auf der rechten Seite ist sie stehen gelassen.

mein bei den Teleostei. Die Gesamtachse des Gelenkes ist mäßig medio-ventrad und dabei rostrad gerichtet. Die Seitenwände des Schädelgewölbes konvergieren nicht schräg medio-ventrad zum Schädelkiel hin wie bei *Aphanopus*, sondern sie wölben sich von diesem aus blasenartig laterad und verlaufen dann steiler dorsad. Die Basis des Schädelgewölbes hat so im Querschnitt annähernd die Gestalt eines Rhombus'.

Der Schädelkiel (das Parasphenoid) verläuft gerade rostro-caudad; rostral ist ihm der Vomer eingefügt und caudal das Basioccipitale (Abb. 20: *Ps, Vo, Bo*). Im suborbitalen Bereich trägt das Parasphenoid seitlich je eine lange Vertiefung für den Ansatz des M. adductor arcus palatini.

Während das Dach des Neurocraniums im praeorbitalen Bereich etwa parallel zum Schädelkiel verläuft, steigt es vom Anfang der Orbita an stärker caudo-dorsad an. Das Dach sieht deshalb geknickt aus (Abb. 20). Die Frontalia tragen wie bei *Aphanopus* dorsale Verstärkungsstreben. Zwischen diesen Streben sind die Frontalia eingetieft. In der so gebildeten, dorsal offenen Vertiefung befindet sich zwischen den Frontalstreben eine eigenartige Knorpelstruktur (Abb. 23), die mit der dorsalen Kopfhaut fest verwachsen ist und ein Einsinken dieser Haut in die Vertiefung verhindert, jedoch ohne diese Vertiefung ganz auszufüllen.

6.12 Der Circumorbitalring

Der Circumorbitalring besteht bei *Merluccius* aus dem großen Lacrimale und vier Suborbitalknochen, die straff sehnig miteinander verbunden sind (Abb. 21: *La, Iorb 2-5*). Das oberste Suborbitale ist hinter der Orbita am Außenrand des Frontale und des Sphenoticums sehnig befestigt. Die Vorderkanten der Circumorbitalia sind laterad umgebogen und bedecken so den infraorbitalen Kanal des Kopf-Seitenliniensystems.

Das Lacrimale ist recht groß. Seine ebenfalls durch Umbiegung versteifte Dorsalkante trägt einen verstrebten Dorsalprocessus, der mit einem starken Knorpelkopf in der vorn erwähnten Knorpelpfanne auf der Unterseite des Lateralethmoidflügels artikuliert (Abb. 20, 21: *GLa*). Das Vorderende des Lacrimale ist dem Nasale seitlich sehnig angefügt. Wie bei *Aphanopus* dünnt auch bei *Merluccius* das Lacrimale ventral in die Haut der Kopfseitenwand aus, die dann ventro-caudad zieht und auf dem Artikulare vor dem Unterkiefergelenk ansetzt. In die Haut der Kopfseitenwand sind auch die übrigen Circumorbitalia eingebettet. Dabei wird die Orbita von einem Sehnenstreifen umgeben, der an der Vorderfläche der Circumorbitalia und am Außenrand des Frontale entlangläuft.

An der medio-dorsalen Vorderecke des Suborbitale 5 inserieren einige Fasern des kräftig entwickelten M. levator arcus palatini.

6.13 Das Viscerocranium

6.131 Die Kiefer

Anders als bei *Aphanopus* sind die Elemente des „neuen" Oberkiefers, also Praemaxillare und Maxillare, bei *Merluccius* nicht miteinander fest verwachsen. Vielmehr ist zwischen beiden Elementen eine nicht allzu tiefe Hautfalte ausgebildet (Abb. 33: *Pmx, Mx*). Diese Falte ist rostral am tiefsten, und sie enthält viele Sehnenlängsfasern.

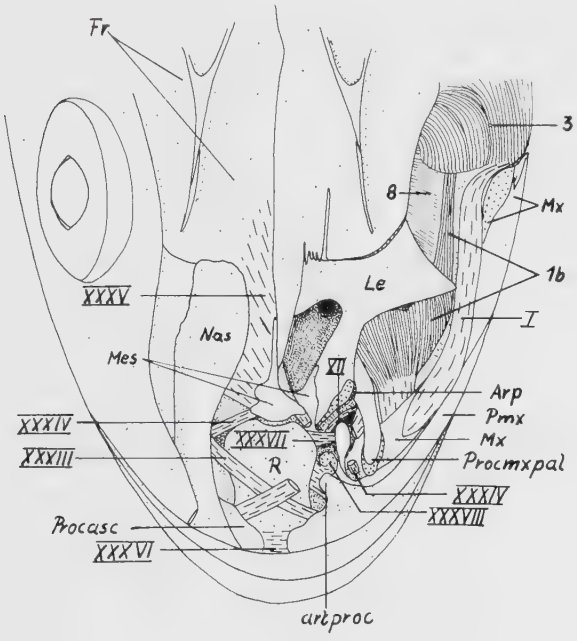


Abb. 22. *Merluccius merluccius:* Vorderkopf von dorsal nach Entfernung der Haut, nur rechts ist sie seitlich stehen gelassen. Links ist das Nasale entfernt und zum Teil das Lig. praemaxillo-palatinale.

Das Praemaxillare und das Maxillare sind in der Längsrichtung nur schwach gekrümmt, jedoch biegen ihre Vorderenden stärker mediad (Abb. 24a, c: *Pmx*; Abb. 25a, c: *Mx*). Bei geschlossenem Maule liegt so der Praemaxillarkopf rostral vor dem Maxillarkopf (Abb. 26, 27: *Pmx*,

Mx), während der Maxillarschaft, der caudal erhöht und caudo-dorsal knorplig gepolstert ist (vgl. Abb. 22 und 25c: *Mx*), dem Praemaxillarschaft von dorsal teilweise aufliegt und ihn caudal ein wenig überragt. Die Caudalenden beider Elemente sind knorplig, aber beweglich miteinander verbunden.

Zwischen den mediad gerichteten Vorderflächen der Praemaxillarköpfe befindet sich der Rostralknorpel (*Rostrale* bei *Scomber*, Allis, 1903), mit dessen Bandfaserhülle die Vorderflächen der Praemaxillarköpfe sowie ihre je zwei medio-dorsad gerichteten Dorsalprocessus fibrös verwachsen sind (Abb. 26: *R, Procasc, artproc, XXXVI, XLII*). Eine eigentliche Praemaxillarsymphyse besteht somit nur zwischen den Vorderkanten der Praemaxillarköpfe in Form einer breiten Syndesmose (Abb. 21, 22, 26, 27: *XXXVI*). Infolge der fibrösen Verwachsung mit dem Rostralknorpel haben die Praemaxillarköpfe nur eine geringe Eigen-

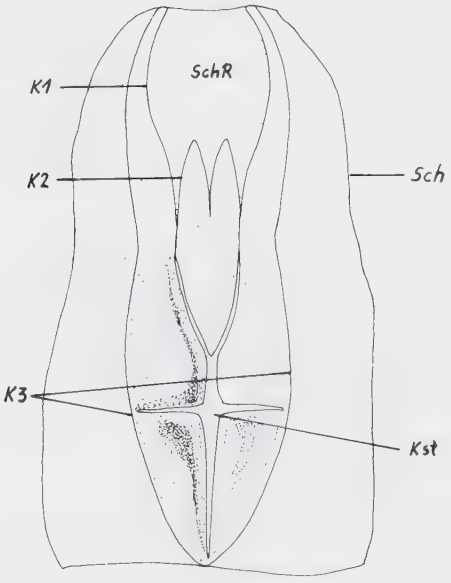


Abb. 23. *Merluccius merluccius:* Ventralansicht der Haut, die dorsal die Frontalia und Nasalia bedeckt. Diese Haut trägt unterseits Knorpelanlagerungen, die den Graten der Nasalia und Frontalia anliegen (siehe hierzu den Text S. 330).

beweglichkeit gegenüber dem Knorpel. Jedoch erlaubt diese im Verein mit der Elastizität des Knorpels den Praemaxillarschäften eine immerhin beträchtliche Spreizung, die bei der Aktivierung der Kiefer erfolgt.

Der zweite Dorsalprocessus des Praemaxillares ist nicht nur wie der erste mit dem Rostralknorpel fibrös verwachsen, sondern besitzt eine condylusartige Caudalfläche (Abb. 24a-c: *artproc*), an der unter Zwischenschaltung eines verform- und verschiebbaren Gelenkpolsters (Abb. 22, 26, 27: *XXXVIII*) eine Gleitfläche des Maxillarvorderendes artikuliert. Das Praemaxillare besitzt am Ende des mittleren Drittels seiner Länge noch einen weiteren Dorsalprocessus (Abb. 24a, c: *postmaxproc*). Dieser Fortsatz richtet sich medio-dorsad und dabei caudad und liegt bei geschlossenem Maule dem Maxillare von medial an. Er liegt in der praemaxillaren Hautfalte, die das Praemaxillare mit dem Maxillare verbindet, und ein Teil der Sehnenfasern dieser Hautfalte entspringt oder inseriert an ihm.

Die im vorstehenden erwähnten drei Praemaxillarprocessus können topographisch mit den Praemaxillarfortsätzen percoider Teleosteer verglichen werden, die von Allis (1909) und von Gregory (1933) beschrieben worden sind. Der erste Fortsatz wäre somit der bei *Merluccius* nur sehr kurze Processus ascendens, der zweite wäre der Gelenkfortsatz des Praemaxillare (Processus articuli praemaxillae) und der zuletzt erwähnte wäre der Processus postmaxillaris praemaxillae (Abb. 24a-c: *Procasc, artproc, postmaxproc*).

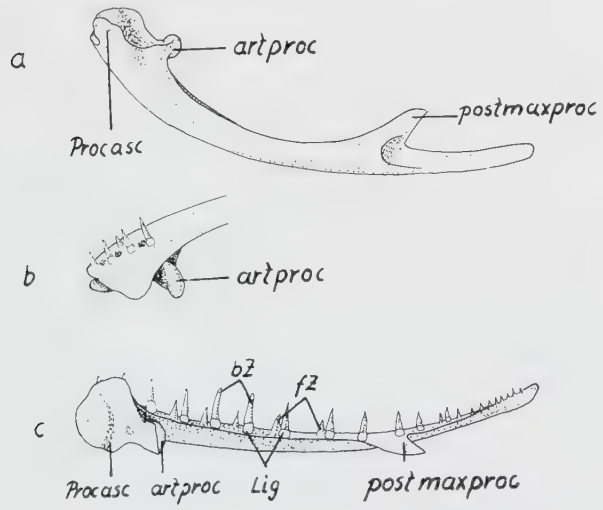


Abb. 24. *Merluccius merluccius:* Linkes Praemaxillare. a: von dorsal; b: das Vorderende von ventral, die Bezahnung nur teilweise eingezeichnet; c: von medial.

Die Vorderfläche des wie beim Praemaxillare mediad gebogenen Vorderendes des Maxillares ist zu einem rostralen Processus ausgezogen (Abb. 25a-d: *rMxproc*), der in der Ruhelage medio-rostrad und ventrad gerichtet ist. Dieser rostrale Maxillarfortsatz greift mit seiner Vorderkante unter den Rostralknorpel und ist hier mit ihm fibrös, aber beweglich verbunden. Die laterale Kante dieses Fortsatzes aber bildet jene Gleitfläche (Abb. 25a, c, d: *Gf*), die mit dem zweiten Processus des Praemaxillares in der oben geschilderten Weise gelenkt. Von dem rostralen Fortsatz des Maxillares aus zieht ein Ligamentum praemaxillomaxillare mediale (Abb. 27: *XXVII*) rostro-laterad zur Vorderfläche des Praemaxillare, an der es in der fibrösen Verwachsung mit dem Rostralknorpel inseriert. Der Maxillarkopf trägt hinter dem Rostralprocessus einen dorsalen Wulst, der auch mediad herumzieht. Hier medial bildet der Wulst einen caudo-mediad gerichteten Condylus (Abb. 25a-d: *Mxco*), der mit der latero-rostrad gerichteten Vomergelenkfacette (Abb. 20: *GVo*) eine Articulatio vomero-maxillaris bildet. Zwischen diesen beiden Gelenkflächen befindet sich eine flache Bandscheibe (Abb. 22, 26, 27: *XII*). Hinter dem dorsalen Maxillarkopfwulst artikuliert der abgeflachte Processus maxillaris des Palatinums mit dem Maxillare (Abb. 22: *Mx, Procmxpal*).

Das Praemaxillare bildet allein den bezahnten Oberkiefer; denn auch bei *Merluccius* verdrängt es das Maxillare in der frühen Ontogenese wie bei den Perciformes fast völlig aus dem Mundrand (Berry, 1964). Die Bezahnung ist wie die des Vomers und der Mandibel spezialisiert. Die mediad bzw. caudad gekrümmten Kegelzähne sind in zwei Längsreihen angeordnet, deren erste aus kurzen feststehenden und deren zweite aus längeren, mediad bzw. caudad umlegbaren Zähnen besteht (Abb. 24c: *fZ, bZ, Lig*). Die Beschaffenheit und Befestigung dieser Zähne ist untersucht (Tomes, 1899; Bertin in Grassé, 1958). Die Spezialisierung des Gebisses des *Merluccius* gegenüber anderen Gadiden besteht nun darin, daß die Zähne recht groß sind, vor allem die der zweiten Reihe, weiterhin darin, daß die Zähne nur zweireihig gestellt sind, nicht polsterartig, und schließlich darin, daß die Zähne der zweiten Reihe gelenkig umlegbar sind, bei Schub rostrad aber wieder aufgestellt werden. Eine so ausgeprägte und ausgiebige Scharniergelenkigkeit der Zähne ist bei keinem anderen Gadiden vorhanden (Tomes, 1899; Bertin in Grassé, 1958). Ganz ähnlich der Bezahnung des Praemaxillare ist die der Mandibel. Während aber die Zahngröße im Oberkiefer caudad abnimmt, bleibt sie entlang der Arbeitskante der Mandibel (Petersen, 1914) etwa konstant.

Wie schon vorn bemerkt, gehört *Merluccius* zu den Vertretern der Gadiformes, die ein endständiges Maul besitzen. Bei *Merluccius* überragt der Unterkiefer den Oberkiefer sogar rostral etwas (Abb. 18, 21).

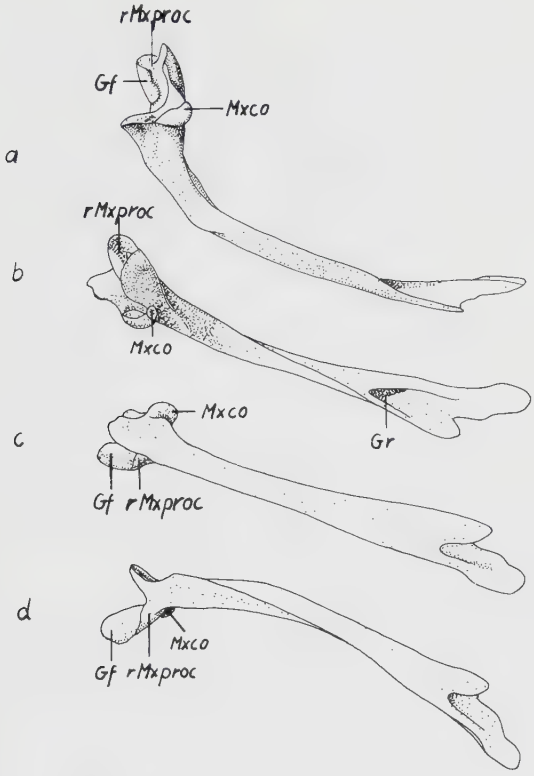


Abb. 25. *Merluccius merluccius:* Linkes Maxillare. a: von dorsal; b: von medial; c: von lateral; d: von lateral nach Rotation um die Längsachse, wie sie im Maxillarmechanismus erfolgt.

Das Unterkiefergelenk liegt nicht unter der Mitte der Orbita, sondern unterhalb ihrer caudalen Hälfte dem Hinterrande genähert. Ebenso enden auch die Maxillaria erst unter der Mitte der Orbita (Abb. 22: *Mx*), und hier liegt auch der Processus coronoideus mandibulae, während zum Beispiel bei *Gadus aeglefinus* die caudalen Enden der Maxillaria und der Processus coronoideus der Mandibel praeorbital liegen. Das tiefgespaltene Raubmaul von *Merluccius* kommt also nicht so sehr durch Bildung einer Schnauze, sondern auch unter gewisser Caudaderstreckung der Kiefer zustande; jedoch ist dieses Raubmaul immer noch auf der Grundlage des rostrad gerichteten Kieferstieles (Günther, 1962) gebildet. Bei *Aphanopus* und *Esox* dagegen ist deutlich eine Schnauze durch praeorbitale Verlängerung der Neurocranien und Kiefer gebildet, und bei ihnen liegt der Processus coronoideus der Mandibel im unteren Orbitavorderrand bzw. wenig weiter caudal.

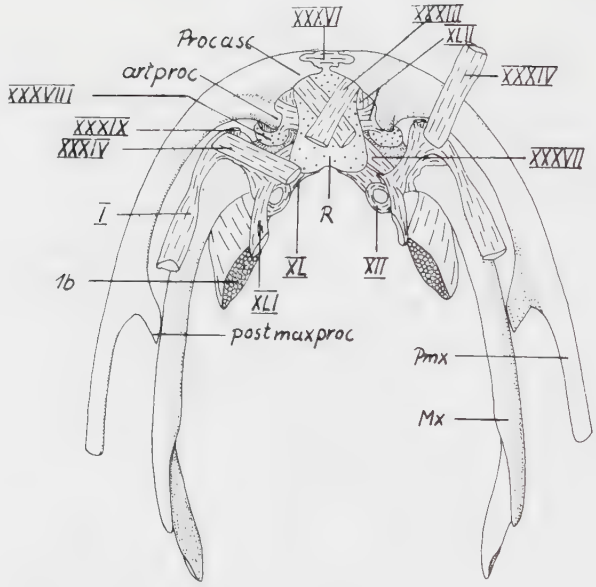


Abb. 26. *Merluccius merluccius:* Der Rostralknorpel und die beiden „neuen" Oberkiefer in ihrem rostralen Verbande nach Entfernung der Haut von dorsal. Auch die Hautfalte zwischen Praemaxillare und Maxillare ist entfernt.

Der Querschnitt der Mandibel (Abb. 33: *Mnd*) ist bei *Merluccius* annähernd L-förmig und ihr Processus coronoideus ist stark erhöht. Die Symphyse der Unterkieferäste ist eine Syndesmose, die eine starke Spreizung der Rami erlaubt. Während sich bei *Gadus morrhua* die Unterkieferäste bei der Spreizung auch um ihre Längsachse drehen (Petersen, 1914), erfolgt solche Drehung der Äste bei *Merluccius* nicht, da ihre Symphyse zur Unterkieferlängsachse senkrecht steht (Abb. 28: *SymphflU*). Die Spreizung der Mandibelrami ist bei *Merluccius* mit der Ausschwenkung der Suspensorien in der Weise partiell zwangläufig gekoppelt, wie sie Petersen (1914) für *Gadus morrhua* beschrieben hat. Danach wird vor allem durch ein caudal vom Unterkiefergelenk — zwischen einer Quadratumfläche und einem Artikularhaken — ausgebildetes Nebengelenk eine maximale Absenkung der Mandibel blockiert, sofern nicht die Suspensorien ausgeschwenkt werden.

Es bleibt nun noch die Verbindung der Kieferelemente miteinander und mit dem Neurocranium zu betrachten. Das Caudalende des „neuen" Oberkiefers ist an der Mandibel wieder mehrfach angebändert.

Als funktionelle Bildungen (Hofer, 1938) sind hier wie schon bei *Aphanopus* Ligamente zu erwähnen, die bei Teleosteern oft in charakteristischer Lage vorhanden sind. Lubosch (1929) hat sie mit eindeutigen Namen versehen. Er erwähnt jedoch nicht das Ligamentum maxillo-mandibulare mediale von Petersen (1914). Dieses Ligament ist auch von der umgebenden Haut der maxillaren Hautfalte nicht genau abgrenzbar; es ist kein typisch strangartiges Ligament, wie eigentlich auch nicht die beiden anderen hier noch zu nennenden Ligamente. Jedoch werden diese stets erkennbaren, funktionell bedeutsamen Bildungen schon seit langem in der Literatur als Ligamente bezeichnet (vgl. hierzu Kirchhoff, 1958).

Auf dem Maxillare setzt am Ende des rostralen Viertels seiner Länge das Ligamentum primordiale (Abb. 22, 26, 28, 33: *l*) latero-dorsal an. Es zieht dann caudad in der maxillaren Hautfalte, die zwischen dem Maxillare, der Mandibel und dem Palatinum ausgebildet ist (vgl. hierzu bei *Aphanopus* S. 316). Dabei überquert es das Maxillare und zieht medial von ihm zum Unterkiefer (Abb. 22: *l*). Hinter dem Caudalende des Maxillares biegt das Ligament bei geschlossenem Maule scharf ventrad und inseriert am Processus coronoideus und lateral auf dem Articulare,

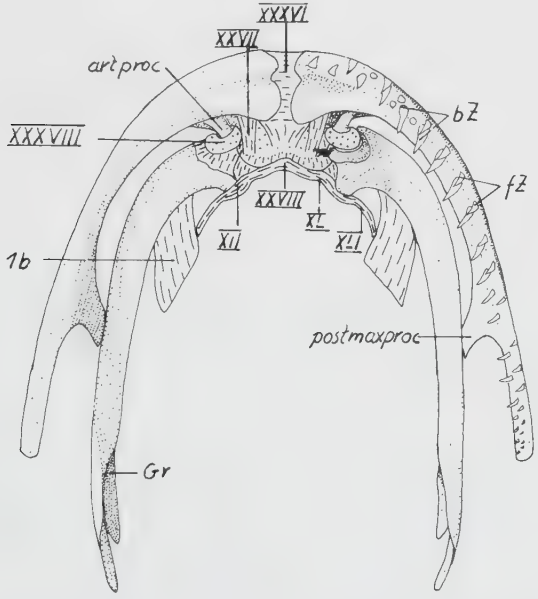


Abb. 27. *Merluccius merluccius:* Der Rostralknorpel und die beiden „neuen" Oberkiefer in ihrem rostralen Verbande nach Entfernung der Haut von ventral. Nur die Bezahnung des linken Praemaxillare ist eingezeichnet. Die Hautfalte zwischen Praemaxillare und Maxillare ist entfernt.

wenig vor dem Unterkiefergelenk (Abb. 33: *I*). Diese Insertion liegt innen von der Falte der Kopfseitenhaut, die sich hier vom Articulare ablöst und rostro-dorsad an das Lacrimale zieht, das ja bei geschlossenem Maule die maxillare Hautfalte und das Maxillare von lateral bedeckt. Das zweite Ligament, das Ligamentum maxillo-mandibulare (Ligamentum maxillo-mandibulare anterius, Petersen, 1914), entspringt an der Vorderkante der knorplig vereinigten Praemaxillar- und Maxillarenden und inseriert am Ende des rostralen Viertels der Mandibel am Dentaloberrand. Es ist von knorpelartiger Konsistenz und bildet den Mundrand zwischen dem Praemaxillare und der Mandibel (Abb. 33: *Pmx, Mx, II*). Von der Innenseite der Caudalkante des Maxillares zieht Sehnengewebe, dem ein elastisches Polster eingelagert ist, zur Oberkante der Mandibel und setzt hier kurz vor dem Gipfel des Processus coronoideus, also auf dem Dentale, an. Dieses Sehnengewebe steigt bei geschlossenem Maule rostro-dorsad auf und soll als Ligamentum maxillo-mandibulare mediale bezeichnet werden (Abb. 33: *III*). Die Sehnenfasern unterhalb des elastischen Polsters strahlen teilweise weiter rostrad aus und inserieren lateral am Mandibeloberrand, während andere dieser Fasern jene kreuzen und am Ligamentum maxillo-mandibulare von medial her ansetzen. Die beiden Ligamente sind also durch sehnige Haut miteinander verbunden und können als caudale und laterale Verdichtung dieser Haut betrachtet werden. Diese Haut verschließt bei aktiviertem Maule teilweise den bei *Merluccius* seitlich offenbleibenden Kieferwinkel zwischen dem „neuen" Oberkiefer und dem Unterkiefer und stellt so eine integrale Komponente der häutigen „funktionellen" Wange (Günther, 1953) dar, deren vollständige Ausbildung ja an den Maxillarapparat gebunden ist (Günther, 1953).

Während so das Caudalende des „neuen" Oberkiefers beweglich und relativ einfach an der Mandibel befestigt ist, ist sein Rostralende durch einen komplizierten Bandapparat am Neurocranium und am Palatinum aufgehängt. Das aber hängt zusammen mit der Ausbildung einer Artikulation zwischen dem Rostralknorpel und dem Neurocranium und einer Articulatio vomero-maxillaris, die beide schon vorn beschrieben worden sind. Das Palatinum selbst ist disartet, wie vorn erwähnt, und rostral durch drei Bänder mit dem Neurocranium verbunden. Wie vorn angekündigt, soll die Beschreibung dieser drei Bänder der des Bandapparates des Oberkiefers hier angeschlossen werden.

Das Kernstück des Bandapparates des Oberkiefers ist der Komplex des „Ligamentum tricruciatum" (Petersen, 1914), der aus zwei Ligamenta praemaxillo-palatinalia (Abb. 21, 22, 26: *XXXIII*) und zwei Ligamenta mesethmoideo-maxillaria (Abb. 21, 22, 26: *XXXIV*) zusammengesetzt ist.

Rostral wird der Oberkieferapparat vom Nasale dorsal bedeckt (vgl. Abb. 21 und 22). Von der Unterseite des Nasale zieht hier ein kurzes Ligamentum maxillo-nasale (Abb. 26: *XXXIX*) ventrad zum Maxillarkopfwulst, auf dem es dorso-lateral inseriert. Die Vorderenden von Praemaxillare und Maxillare sind miteinander durch das Ligamentum praemaxillo-maxillare mediale (Abb. 27: *XXVII*) verbunden und besonders das Praemaxillare fibrös mit dem Rostralknorpel, wie vorn (S. 332) geschildert. Das Maxillare dagegen ist mit dem Rostralknorpel vor allem durch ein Ligamentum rostro-maxillare dorsale und ein Ligamentum rostro-maxillare ventrale verbunden (Abb. 22, 26: *XXXVII*; Abb. 26, 27: *XL*). Das erste geht vom Maxillarkopf aus, an dem es vor dem dorsalen Maxillarkopfwulst entspringt. Dann steigt es steil rostro-dorsad und leicht mediad auf und inseriert an der caudo-dorsalen Ecke der Seitenfläche des Rostralknorpels. Dieses Ligament wird von dorsal durch die seitliche Kreuzung des „Ligamentum tricruciatum" bedeckt. Das zweite Ligament, also das Ligamentum rostro-maxillare ventrale, zieht von der Bandscheibe aus, die dem Maxillarcondylus fibrös angewachsen ist, medio-ventrad und rostrad zur caudo-ventralen Ecke des Rostralknorpels. Seine Fasern gehen dann auf die Caudalfläche des Rostralknorpels über und als Ligamentum intermaxillare hinüber auf die andere Kopfseite (Abb. 27: *XL, XXVIII*), d. h. aber, daß die Fasern beider Ligamente teilweise ineinander übergehen. Wie später zu zeigen sein wird, sind die Ligamenta rostro-maxillaria dorsale und ventrale bedeutsam für die Gleitbewegung, die der Rostralknorpel bei der Aktivierung des Nahrungserwerbsapparates an dem rostralen Mesethmo-Vomerkiel vollführt. Das letzte Ligament des Oberkieferapparates ist ein Ligamentum maxillo-palatinale (Abb. 26, 27: *XLI*). Dieses Ligament entspringt am Palatinum lateral unterhalb der Articulatio rostro-palatina und verläuft rostro-dorsad und mediad zu seiner Insertion am Maxillarcondylus, wo dann die Fasern des Ligamentes in die Bandscheibe übergehen, die ja dem Maxillarcondylus fibrös angewachsen ist.

Das Palatinum ist nun rostral durch drei Bänder mit dem Neurocranium verbunden. Die ersten beiden dieser Bänder sind mit den entsprechenden Bildungen bei *Aphanopus* funktionell vergleichbar. Das erste Ligament zieht als kurzes Ligamentum vomero-palatinale rostrale (Abb. 28: *XLIII*) vom oberen Seitenrand der Vomergelenkfacette ziemlich genau laterad und inseriert am Processus maxillaris des Palatinums medial, wenig rostral und ventral der Gelenkpfanne der Articulatio rostro-palatina. Das zweite Ligament geht von der seitlichen Hinterkante des Vomerkopfes als Ligamentum vomero-palatinale mediale aus caudo-laterad und inseriert medial am Palatinum, wenig caudal der Articulatio rostro-palatina. Das erste Ligament entspricht funktionell dem Ligamentum mesethmoideo-palatinale bei *Aphanopus*, das zweite

Ligament aber entspricht funktionell dem gleichnamigen des *Aphanopus*. Bei *Merluccius* gibt es noch ein drittes Ligament zwischen dem Vomer und Palatinum, wie oben gesagt, das unter dem Ligamentum vomero-palatinale mediale an der Hinterkante des Vomerkopfes entspringt. Es verläuft dann latero-dorsad und inseriert auf der Medialseite des Palatinums unter dem Ligamentum vomero-palatinale rostrale.

Der hier geschilderte Bandapparat des „neuen" Oberkiefers wie auch die schon voraufgegangene Schilderung der Beschaffenheit des „neuen" Oberkiefers bei *Merluccius* sind gegenüber *Aphanopus* Ausdruck einer stärkeren Kinetik und auch einer anderen „biologischen Rolle" des „neuen" Oberkiefers, worauf in der Funktionsanalyse des Viscerocraniums des *Merluccius* näher einzugehen sein wird.

6.132 Das Suspensorium

Im Bau des Kieferstieles und der Palatin-Pterygoid-Quadratspange bestehen zwischen *Merluccius* und *Aphanopus* einige Unterschiede.

Unter dem Kieferstiel soll hier wie schon vorn für *Aphanopus* nach Günther (1962) verstanden werden „das mit dem Hirnschädel beweglich verbundene Hyomandibulare + Symplecticum + Praeoperculare".

Der Hyomandibularschaft (Abb. 28: *Hm*) endet auf halber Höhe des Suspensoriums und ist steil ventrad gerichtet. Er befindet sich dabei völlig rostro-medial vom Praeoperculum (Abb. 28: *Hm, Pop*). Caudodorsal trägt der Hyomandibularschaft den schlanken und bei den Gadiden relativ langen Processus opercularis (Dietz, 1921), und von der Außenseite des Schaftes entspringen ein vorderer und ein hinterer Ventralprocessus. Der vordere Processus ist latero-ventrad gerichtet und endet frei in der Muskulatur der postorbitalen Region des Suspensoriums. Der hintere Processus aber stützt sich von rostral gegen die Vorderkante des Praeoperculums, nur wenig unter ihrem dorsalen Ende. Hier ist er fest angewachsen. Außer an dieser Stelle haben das Hyomandibulare und das Praeoperculum nur noch am intercalaren Knorpel des Kieferstieles eine feste Verbindung miteinander. Denn hier auf halber Höhe des Suspensoriums etwa trägt die starke Rostralkante des Praeoperculums einen dreieckigen rostralen Fortsatz, der dem intercalaren Knorpel von außen sehr fest aufgewachsen ist. Sonst aber ist das Praeoperculum frei vom Hyomandibulare — seine dorsale Hälfte liegt ja caudal vom Hyomandibulare — und die Schicht A_2 des M. adductor mandibulae inseriert teilweise auf der Medialseite des Praeoperculums, zieht also gewissermaßen zwischen dem Hyomandibulare und dem Praeoperculum hindurch. Auf der Medial-

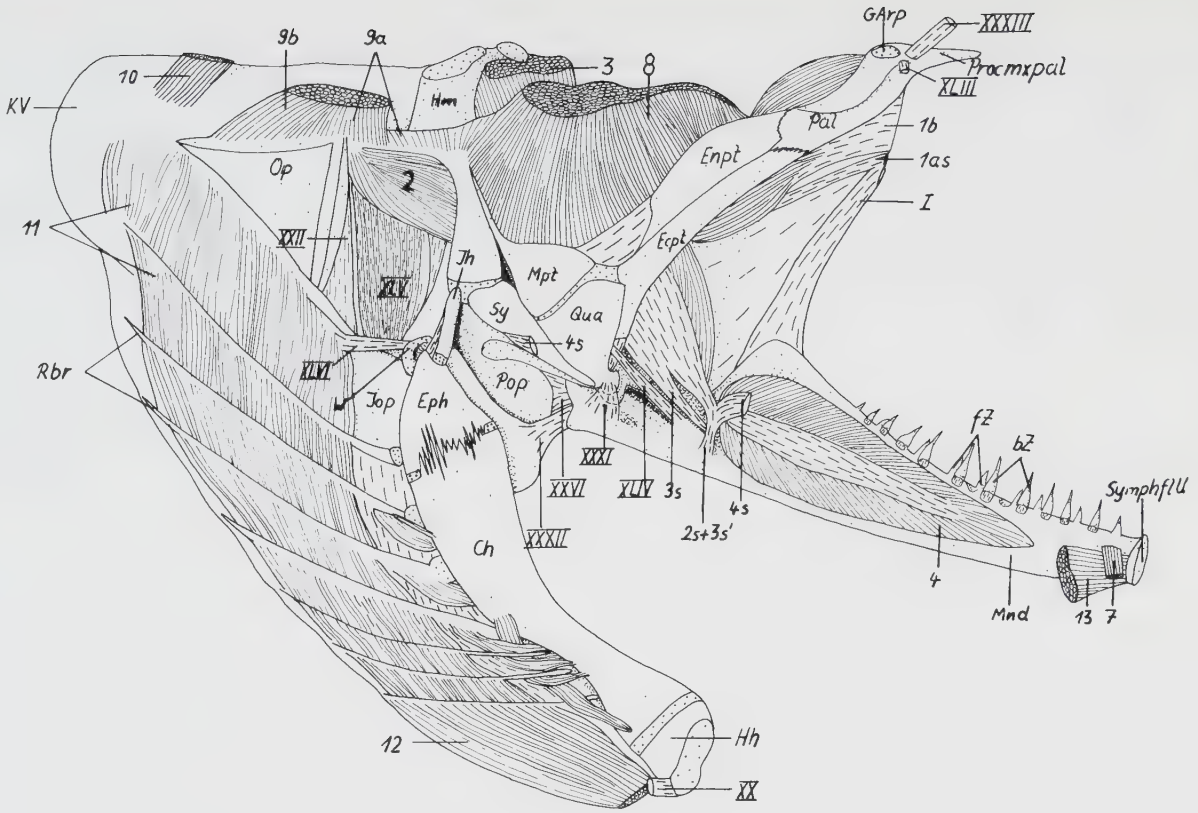


Abb. 28. *Merluccius merluccius:* Suspensorium, Unterkiefer, Opercularia, Hyalspange (Ceratohyalhebel und Interhyale) und Muskulatur nach Entfernung der Haut von medial. Mandibel und Ceratohyalhebel sind aktiviert, die Mundbodenfalte zwischen beiden ist entfernt.

seite des Suspensoriums verbindet allerdings noch, nur wenig oberhalb des Interhyalgelenkes im intercalaren Knorpel (Abb. 28: *Ih*), straffes Sehnengewebe einen medialen Grat des Praeoperculums mit der medialen Caudalkante des Hyomandibularschaftes.

Das Symplecticum hat bei *Merluccius* über den typisch ausgebildeten intercalaren Knorpel breit Kontakt mit dem Hyomandibularschaft (Abb. 28: *Sy, Hm*), den es so funktionell, aber auch morphologisch als ursprünglich distaler Abschnitt des Hyomandibulares (HARDER, 1964), rostro-ventrad verlängert. Während das Symplecticum dann mit der Vorderseite seiner ventralen Hälfte in enger Sutur mit der inneren Caudalseite des Quadratums verwachsen ist (Abb. 28: *Sy, Qua*), verbindet sich das ventrale Drittel der Vorderkante des Praeoperculums von caudal fest mit der strebenartig dorso-caudad ausgezogenen, äußeren Caudalseite des Quadratums (Abb. 28: *Pop, Qua*). Im Bereich dieser Verbindungen mit dem Quadratum bleibt zwischen dem Symplecticum und dem Praeoperculum eine Lücke offen, die von medial nur durch eine breite Sehnenfläche verschlossen wird, indem diese die Caudalseite des Symplecticums mit der Medialseite der Vorderkante des Praeoperculums verbindet. In diese Sehnenfläche gehen von rostral her Fasern der caudalen Insertionssehne der intramandibulären Portion des M. adductor mandibulae über. Doch ist diese Sehne im wesentlichen auf der Medialseite des Symplecticums festgewachsen (Abb. 28: *4 s, Sy*). Aber die eben erwähnte Sehnenfläche breitet sich auch ventrad auf der medialen Seite des Praeoperculums aus, wo sie dann in Sehnengewebe übergeht, das als Ligamentum praeoperculo-mandibulare an die Rückseite des Articularhakenfortsatzes des caudalen Unterkiefernebengelenkes zieht (Abb. 28, 33: *XXVI*).

An der Palatin-Pterygoid-Quadratspange tritt von rostral das Metapterygoid (Abb. 28: *Mpt*) an die Vorderkante des Hyomandibularschaftes und des Symplecticums und überbrückt so den intercalaren Knorpel. Gegen das Quadratum tritt es mit dorso-rostrad ansteigender Knorpelnaht, die dann rostral in eine breite Synchondrose zwischen dem Ectopterygoid, dem Quadratum und dem Metapterygoid übergeht (Abb. 28: *Ecpt, Qua, Mpt*). Diese Synchondrose, die auch bei *Aphanopus* vorhanden ist und bei ihm, wie geschildert, durch das Ectopterygoid versteift wird, bleibt bei *Merluccius* beweglich. Zwar verstärkt auch hier das Ectopterygoid die Vorderkante des Quadratums, biegt aber dorsal nur noch rostrad und nicht noch caudad wie bei *Aphanopus*. Das Ectopterygoid und das Entopterygoid liegen rostral im Orbitaboden, der dahinter nur noch sehnig und muskulös ist (Abb. 28: *Ecpt, Enpt, 8*). Bei *Merluccius* bedeckt der M. adductor arcus palatini den Orbitaboden völlig, also auch die dünnen Flächen von Ecto- und Entopterygoid, soweit sie im Orbitaboden liegen. Etwa unter dem Lateral-

ethmoidflügel des Neurocraniums stoßen das Ecto- und das Entopterygoid von caudal in enger Sutur auf das Palatinum. Diesem Verbindungsbereich ist dorsal der Knorpelwulst der ja bei *Merluccius* nicht streng durchgebildeten Articulatio ethmo-palatina (siehe S. 327) aufgelagert. Das Palatinum bildet rostral mit dem Neurocranium wieder die Articulation rostro-palatina (siehe S. 327), die vor allem durch das Ligamentum, das als drittes der Ligamente zwischen dem Vomer und dem Palatinum beschrieben worden ist, gesichert wird (siehe S. 340). Der Processus maxillaris des Palatinums biegt rostral von der Articulatio rostro-palatina latero-rostrad und legt sein abgeflachtes, knorpelgesäumtes Vorderende dicht hinter dem dorsalen Wulst des Maxillarkopfes auf den Maxillarschaft (Abb. 22: *Procmxpal, Mx*). Diese Artikulation des Processus maxillaris palatini mit dem Maxillare wird durch das schon vorn erwähnte Ligamentum maxillo-nasale gesichert.

6.133 Die Opercularia

Medio-ventral legt sich dem Operculum der dorsale Rand des Suboperculums an (Abb. 21, 33: *Sop*). Die Rostralkante des Suboperculums legt sich dem Interoperculum caudo-medial an, das bei *Merluccius* recht großflächig ist (Abb. 33: *Sop, Iop*).

Die drei knöchernen Kiemendeckelelemente sind faserig-bindegewebig miteinander verbunden, und der Vorderrand des Kiemendeckels, an dem auch das Suboperculum Anteil hat, ist dem Praeoperculum caudomedial mit einer sehnigen Hautfalte angewachsen (Abb. 33: *Op, Sop, Iop, Pop, XXII*). Diese Falte wird bei den Bewegungen des Kiemendeckels ausgezogen. Auf der Medialseite des Kiemendeckels verbindet ein nahezu rostrad verlaufendes Ligament das Suboperculum und das Interoperculum miteinander (Abb. 28: *XLVI*). Lateral von diesem Ligament, aber ebenfalls auf der Medialseite des Kiemendeckels, setzt auf dem caudalen Drittel der Dorsalkante des Interoperculums eine Sehnenschar an, die steil dorsad aufsteigt zu einem Grat auf der Medialseite des Praeoperculums (Abb. 28: *XLV*). Vor der Insertion dieser Sehnenschar trägt das Interoperculum dorso-medial einen konkaven Wulst, der das Epihyale caudal wie eine medial offene Gelenkpfanne umgibt (Abb. 28: *W, Eph*). Brooks (1885) sagt über diesen Wulst bei *Gadus aeglefinus*, daß er das Interhyal-Epihyalgelenk unterstütze. Zumindest für *Merluccius*, sehr wahrscheinlich aber auch für *Gadus aeglefinus*, ist dem hinzuzufügen, daß dieser Wulst auch den Caudadschub des Ceratohyalhebels, der ja bei der Arbeit des Zungenbeinapparates entsteht (Holmquist, 1910; van Dobben, 1937), auf das Interoperculum überträgt. Durch diese Einrichtung wird der Caudadschub des Zungenbeinapparates aber besonders wirkungsvoll auf das Ligamentum interoperculo-

mandibulare übertragen und in eine Absenkung der Mandibel umgesetzt. Das Ligamentum interoperculo-mandibulare entspringt bei *Merluccius* von der Vorderkante des Interoperculums und verläuft medial vom Ligamentum praeoperculo-mandibulare zum Caudalende der Mandibel (Abb. 28, 33: *XXXII, XXVI*).

Der Kiemendeckel artikuliert mit elliptischer Gelenkpfanne wie normal am Processus opercularis des Hyomandibulare.

Im Gegensatz zu *Aphanopus*, bei dem die Caudalränder des Operculums und des Suboperculums häutig ausdünnen, besitzt *Merluccius* ein mächtiges, bindegewebig verdicktes Kiemendeckelvelum (Abb. 28, 33: *KV*), an dem sogar die Fasern des M. levator operculi und einige des M. hyohyoideus dorsalis inserieren (Abb. 28: *KV, 10, 11*).

Während der M. levator operculi relativ schwach ausgebildet ist, sind der M. dilatator operculi und der M. adductor operculi kräftige Muskeln (Abb. 21, 28: *6, 9b, 10*).

6.134 Der Ceratohyalhebel und das Interhyale

Auch bei *Merluccius* besteht das Hypohyale aus zwei knorpelig zu funktioneller Einheit verbundenen Knochen (Abb. 31: *Hh*). Dieses einheitliche Funktionselement ist recht kurz. Seine dorsale Vorderecke ist zur Medianebene hin eingewinkelt.

Mit dem Ceratohyale ist das Hypohyale in einer breiten Synchondrose verbunden (Abb. 31—33: *Hh, Ch*), während die Knorpelverbindung zwischen dem ebenfalls nur kurzen Epihyale und dem Ceratohyale auf der Medialseite knöchern versteift ist (Abb. 31, 32: *Ch, Eph*). Der gesamte Ceratohyalhebel ist mit dorsaler Konkavität gebogen (Abb. 28: *Ch*).

Von den sieben Branchiostegalstrahlen (Abb. 28, 33: *Rbr*) sind die caudalen die stärksten und seitlich abgeflacht. Die vorderen drei Strahlen gelenken am Ceratohyale medio-ventral, die folgenden drei gelenken am Ceratohyale lateral und der letzte Strahl gelenkt lateral am Epihyale. Die Muskulatur der Branchiostegalstrahlen ist gut ausgebildet, und vom M. hyohyoideus gliedern sich deutlich Bündel ab, die von den proximalen Enden der Branchiostegalstrahlen 1 bis 6 aus rostro-mediad an das Ceratohyale heranziehen. In der Deutung von Rauther (1940) sind diese Bündel, zusammen mit dem M. hyohyoideus ventralis, Mm. extensores, also Inspirationsmuskeln, während die meisten Faserbündel des M. hyohyoideus dorsalis Mm. flexores, also Exspirationsmuskeln, sind. Die differenzierte und faserreiche Ausbildung dieser Muskeln bei *Merluccius* weist darauf hin, daß der branchiostegale Teil der Klappe der lateralen Kiemenhöhle (Woskoboinikoff, 1932) intensiv im Atmungsapparat arbeitet (Abb. 28: *Rbr, 11, 12*).

Der Ceratohyalhebel ist bei *Merluccius* in regelhafter Weise mit dem Kieferstiel verbunden, indem das Interhyale, das hier ein etwa hantelförmiger Knochen ist, dorsal im intercalaren Knorpel gelenkt und ventral in einer Epihyalgelenkpfanne (Abb. 28: *Ih*). Beide Gelenke sind durch Sehnengewebe im Zusammenhalt gesichert und annähernd Kugelgelenke. Kurz vor dem Interhyal-Epihyalgelenk entspringt ein Ligament dorso-medial am Interoperculum. Es ist sehr kurz und inseriert auf der Lateralseite des Epihyale, wenig unterhalb des Interhyal-Epihyalgelenkes. Dieses Ligament wird gestrammt, wenn das Epihyalende gegen den Wulst des Interoperculums geschoben wird. Es verbindet somit das Interoperculum mit dem Epihyale, sichert die Artikulation des Epihyalendes mit dem Wulst des Interoperculums, und schließlich sichert es auch noch das Interhyal-Epihyalgelenk, zusätzlich zu dessen Sicherung durch kapsulares Sehnengewebe.

6.135 Zunge, Kiemenkorb und Urohyale

Die Zunge von *Merluccius* ist breit und kurz und besteht ganz überwiegend aus faserigem Bindegewebe, das von einer Bandfaserhülle umgeben ist (Abb. 33: *Z*). Ein Glossohyale ist nicht ausgebildet; lediglich das Basibranchiale 1 ragt etwas rostrad in die Zunge hinein, und die Hypohyalia sind mit ihren rostro-dorsalen Ecken in sie eingebettet. Das Bindegewebe der Zunge umhüllt nämlich die ventrale Kiemenkorbmediane von rostral her, und das oberflächliche Bandfasergewebe setzt sich auf dem Ceratohyale caudad fort.

Die ventrale Kiemenkorbmediane besteht aus den knöchernen Basibranchialia 1 bis 3, die durch Suturen unbeweglich miteinander verbunden sind (Abb. 31, 32: *Bb 1 - 3*). Caudal folgt diesen ein rhombenförmiges Knorpelstück, das wie schon bei *Aphanopus* auch bei *Merluccius* als Verschmelzung der Hypobranchialia 4 (Allis, 1903) aufgefaßt werden soll (Abb. 31, 32: *„Bb 4“*). An der Caudalfläche des Knorpelstückes sind auch hier die Ceratobranchialia 5 mit ihren beweglich vereinigten Rostralenden sehnig befestigt. Die Ceratobranchialia 5 sind länglich-dreieckig und divergieren caudo-laterad. Ihre Dorsalflächen sind fast völlig mit caudad gekrümmten Kegelzähnchen besetzt (Abb. 32: *Cb 5*).

Der Kiemenkorb ist ventral auffällig verbreitert, und zwar dadurch, daß die kurzen Hypohyalia sich mit ihren dorsalen Vorderecken mediad einwinkeln und die Hypobranchialia 1 und 2 mit ihren Vorderenden rechtwinklig bzw. fast rechtwinklig mediad biegen zu ihrer Artikulation an den Basibranchialia (Abb. 31, 32: *Hh, Hb 1, Hb 2*). Die Hypobranchialia 3 sind denen von *Aphanopus* ähnlich und in die Kie-

menkorbmediane eingefügt. Hier aber sind sie nicht mit ihren Medialrändern durch Bindegewebe lateral am Basibranchiale 3 unbeweglich befestigt, sondern artikulieren in kleinen Nischen an ihm (Abb. 31: *Hb 3, Bb 3*). Davor sind die Hypobranchialia 3 durch Sehnengewebe, das von ihrer Lateralkante aus über ihre Dorsalfläche hinwegzieht, mit dem Basibranchiale 3 verbunden. Die wieder ventro-rostrad gebogenen Vorderenden der Hypobranchialia 3 sind syndesmotisch vereinigt. Von dieser Syndesmose aus zieht ein Ligament ventral der Basibranchialia an die dorso-caudale Ecke des Vorderendes des Urohyale (Abb. 32: *Hb 3, L*). Caudo-medial artikulieren die Hypobranchialia 3 an den rostro-lateralen Flächen des rhombenförmigen Knorpelstückes der Kiemenkorbmediane.

Während die Hypohyalia dorsal durch das Basibranchiale 1 getrennt und durch je ein kurzes Ligament mit ihm verbunden sind (Abb. 31, 32: *Hh, Bb 1, XLIX*), berühren sie sich rostro-ventral unter dem Basibranchiale 1. Am Basibranchiale 1 ist ventral das vertikal hohe Vorderende des Urohyale straff sehnig befestigt, von dessen Vorderkante ventral die zwei starken Ligamente entspringen, die dann medioventral an den Hypohyalia inserieren (Abb. 28, 32: *Hh, XX*) und so den Zug des M. sternohyoideus auf die Ceratohyalhebel übertragen.

Die Hypohyalia und die Hypobranchialia 1 bis 3 sind wieder durch drei Paar Ligamente verbunden, die die Bewegungen dieser Elemente koordinieren.

Die Ceratobranchialia sind mit den Hypobranchialia und mit den Epibranchialia in normaler Weise gelenkig verbunden. Die Kiemenbögen sind auf ihren Seiten mit Zahnplättchen bedeckt (Abb. 31: *Zp*). Nur der erste Kiemenbogen trägt außerdem rostrad gerichtete Branchiospinen, die ihm rostro-lateral aufsitzen (Abb. 31: *Brsp*). Diese Spinen sind spitz und auf ihrer Oberkante gesägt. Bei Streckung des Bogens werden sie durch das Ligamentum arrigens branchiospinarum (Günther und Deckert, 1953; Kirchhoff, 1958; Kampf, 1961) dorsolaterad aufgerichtet.

Ein Pharyngobranchiale ist nur am zweiten, dritten und vierten Kiemenbogen ausgebildet. Diese Pharyngobranchialia sind bei *Merluccius* plattenförmig ausgebildet (Abb. 29: *Pb 2 - 4*). Das Pharyngobranchiale 2 ist ventral fast auf ganzer Fläche bezahnt und liegt zu einem großen Teil unter der rostralen Hälfte des hier unbezahnten Pharyngobranchiale 3. Beide Knochen sind hier locker durch Bindegewebe miteinander verbunden. Die caudale Hälfte des Pharyngobranchiale 3 aber ist bezahnt und schließt sich der Zahnfläche des Pharyngobranchiale 2 caudo-medial an. Das ebenfalls bezahnte Pharyngobranchiale 4 liegt caudal vom Pharyngobranchiale 3 und ist mit dessen Caudalrand knorp-

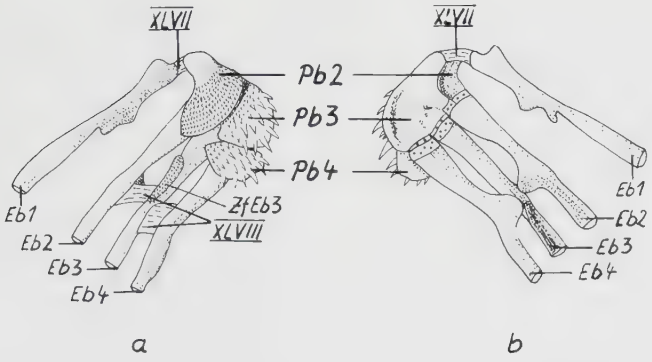


Abb. 29. *Merluccius merluccius:* Rechte Pharyngobranchialia und Epibranchialia. a: von ventral; b: von dorsal.

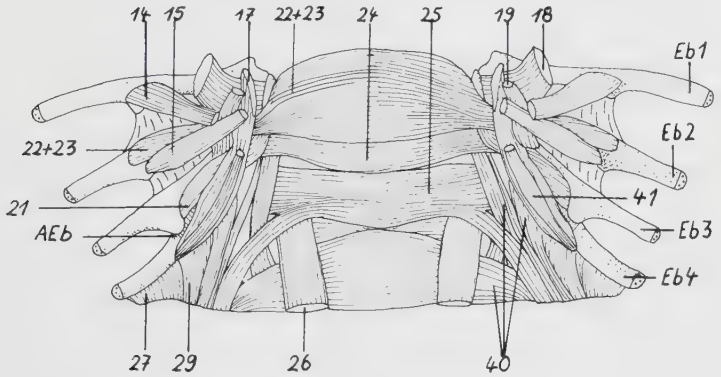


Abb. 30. *Merluccius merluccius:* Die dorsale Kiemenkorbmuskulatur von dorsal.

lig zu einer Funktionseinheit verbunden. Den Zahnflächen der dorsalen Schlundknochen schließt sich funktionell eine Zahnfläche auf der Ventralseite des Epibranchiale 3 an (Abb. 29: *ZfEb 3*). An den Pharyngobranchialia artikulieren caudo-lateral die Epibranchialia 2 bis 4, und die Epibranchialia 3 und 4 sind noch durch ihre typische dorsale Apophyse enger miteinander verbunden (Abb. 29: *AEb*). Das Epibranchiale 1 dagegen ist durch je ein kurzes Ligament mit den Rostralenden der Pharyngobranchialia 2 und 3 verbunden (Abb. 29: *XLVII*).

Entsprechend dem Grundplan der Teleosteer sind die Schlundknochen und Kiemenbögen bei *Merluccius* mit reich differenzierter

Muskulatur versehen (siehe Abb. 30, 31, 32). Auf die wenigen Abweichungen dieser Muskulatur von der des *Aphanopus* wird kurz bei der Behandlung des Pharyngealapparates in der Funktionsanalyse eingegangen werden.

6.136 Der Schultergürtel

Die Spangen des sekundären Schultergürtels bestehen aus dem gegabelten Posttemporale, über das sie am Epioticum und am Opisthoticum angebändert sind, und aus dem Supracleithrum und dem Cleithrum. Das Cleithrum bietet wieder der hypaxonischen Rumpfmuskulatur, dem bei *Merluccius* relativ paarig gebliebenen M. sternohyoideus und den Mm. pharyngo-clavicularares externus und internus Insertionsflächen. Zusätzlich gegenüber *Aphanopus* aber inseriert bei *Merluccius* an der Vorderkante des Cleithrums ein spindelförmiger

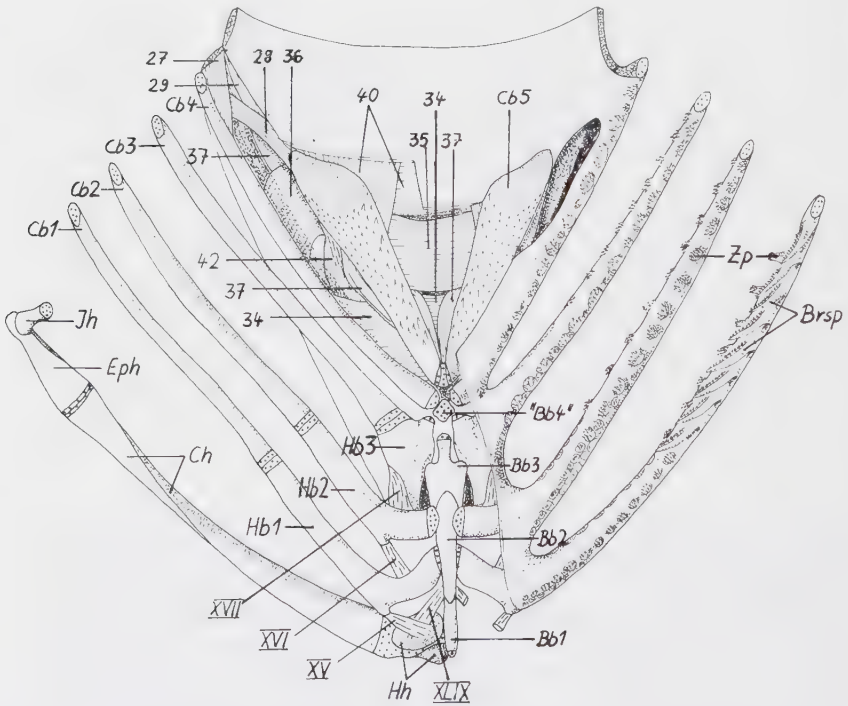


Abb. 31. *Merluccius merluccius:* Das ventrale Skelett der Mundkiemenhöhle von dorsal; caudal mit Haut und Muskulatur. Der linke Ceratohyalhebel ist entfernt. Die Kiemenbögen der linken Seite auch mit Haut und den in diese eingelagerten Zahnplättchen, der erste Bogen mit seinen Branchiospinen.

M. trapezius (*M. cephaloscapularis*, Dietz, 1921), der an der caudalen Spitze des Pteroticums sehnig entspringt. Die ventrale Symphyse der beiden Spangen ist auch bei *Merluccius* nicht dehnbar, zudem ist hier der gut ausgebildete Beckengürtel, der bei den Gadiden ja jugular liegt, sehnig an der Schultergürtelsymphyse befestigt. Zwischen dem Supracleithrum und dem Cleithrum besteht wieder jene Beweglichkeit, die die Drehung des Cleithrums und die Verlängerung der Spangen ventrad ermöglicht. Das hierfür wesentliche Baudelotsche Ligament verläuft ähnlich und wirkt wie bei *Aphanopus*, inseriert rostral aber nicht am Basioccipitale, sondern am ersten Wirbel der Wirbelsäule, der ja bei *Merluccius* mit dem Neurocranium verwachsen ist. Infolge seiner breiten Kopfform besitzt *Merluccius* einen viel weiteren Schlund als *Aphanopus*, und die Schultergürtelspangen, die ja oberflächlich im Vorderrumpf unter der Körperhaut liegen, gewähren so, auch schon ohne Dehnung, einen weiter offenen Durchlaß als bei *Aphanopus*. In der Tat entsprechen diese Verhältnisse dem Brockengrößenanspruch beider Fische (vgl. S. 309 - 311 und S. 350 - 352).

6.2 Zur Myologie

Daten zur Myologie des Viscerocraniums der Gadiden und insbesondere des *Merluccius* sind in der Literatur weit verstreut.

Eine überblickshafte Darstellung für *Merluccius* und *Gadus* findet sich bei Dietz (1921). Eine ausführliche Beschreibung der Muskulatur des Kiefer- und des Hyalbogens von *Gadus* hat Holmquist (1911) gegeben. Teilangaben zur in Frage kommenden Muskulatur machen für *Merluccius* Lubosch (1929), Souché (1932), Eaton (1935) und Le Danois (1958), für *Gadus* Jourdain (1878), Lubosch (1929), Eaton (1935) und Rauther (1940). Die der vorliegenden Arbeit zugrunde gelegte Auffassung der Muskulatur stützt sich vor allem auf Dietz (1921) und auf Holmquist (1911). Souchés Angaben weichen für den M. adductor mandibulae teilweise davon ab.

Da die Muskulatur des *Merluccius* insbesondere von Dietz beschrieben worden ist, konnte hier auf ihre topographische Darstellung verzichtet werden. Benötigte Hinweise auf die Muskulatur wurden jedoch zum Teil im Abschnitt 6.1 gegeben, und die Funktionsanalyse wird ebenfalls Daten zur Myologie enthalten. Weil eine abbildende Gesamtdarstellung der in Frage kommenden Muskulatur für *Merluccius* in der Literatur fehlt, wurde sie hier gegeben (Abb. 21, 22, 28, 30 - 33).

7. Zur Lebensweise von *Merluccius merluccius*

Merluccius lebt gewöhnlich in Tiefen von 200 m bis 300 m und mehr. Am Tage ruht er in Bodennähe, des nachts steigt er zum Fressen auf (Ehrenbaum nach Hickling, 1936; Nikolski, 1957). Seine hydrostatisch wirkende Schwimmblase wird von den verbreiterten Parapophysen

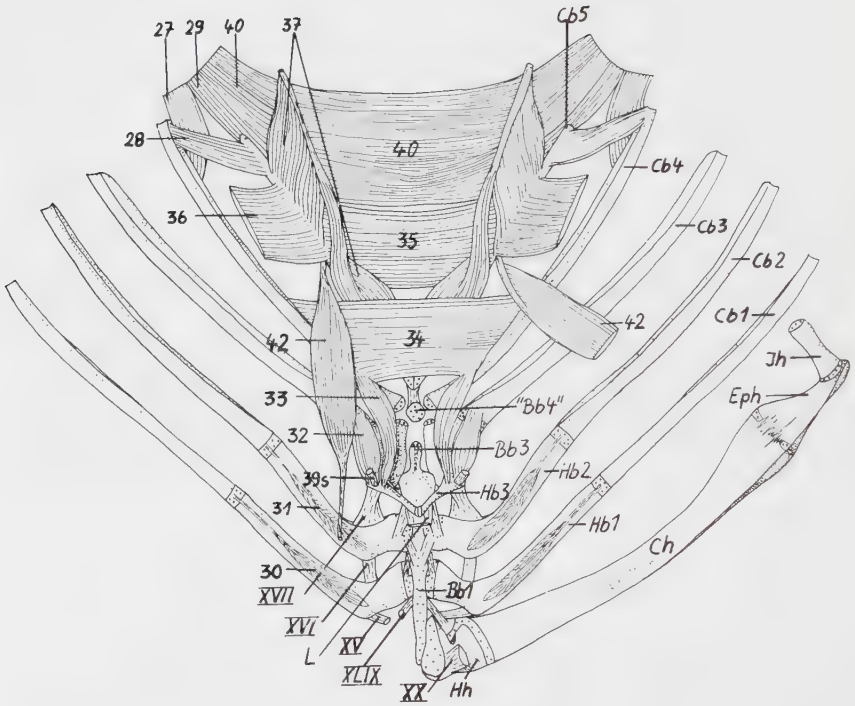


Abb. 32. *Merluccius merluccius:* Das ventrale Skelett der Mundkiemenhöhle mit Muskulatur von ventral nach Entfernung der Haut. Der linke Ceratohyalhebel ist entfernt.

der Wirbel gleichsam wie von einer Hülle umgeben (Berg, 1958). Diese Entwicklung erfolgte vielleicht in Zusammenhang damit, daß *Merluccius*, beim Beuteerwerb aufsteigend, rasche Tiefenwechsel vornimmt. Jedenfalls soll das Genus *Merluccius* aus dem Genus *Palaeogadus* durch Anpassung an beträchtliche Schwankungen der Wassertiefe entstanden sein (nach Daniltschenko aus Nikolski, 1957).

Merluccius merluccius gehört zu den Vertretern der Gadiformes, die ein endständiges Maul besitzen; der Unterkiefer überragt den „neuen" Oberkiefer sogar etwas. Hierin ist die Art der Lösung des „Problems des Wirkungswinkels der Mundöffnung" (Günther, 1953) bei *Merluccius* angedeutet und angezeigt, daß *Merluccius* als pelagischer Raubfisch frißt. Schon aus den Kieferlängen geht hervor, daß *Merluccius* eine größere Maulöffnung besitzt als selbst *Gadus morrhua*, der eine größere Körperlänge erreicht. Diese Tatsache steht in klarer Beziehung zum Brockengrößenanspruch beider Fische. Unter Brockengrößenanspruch

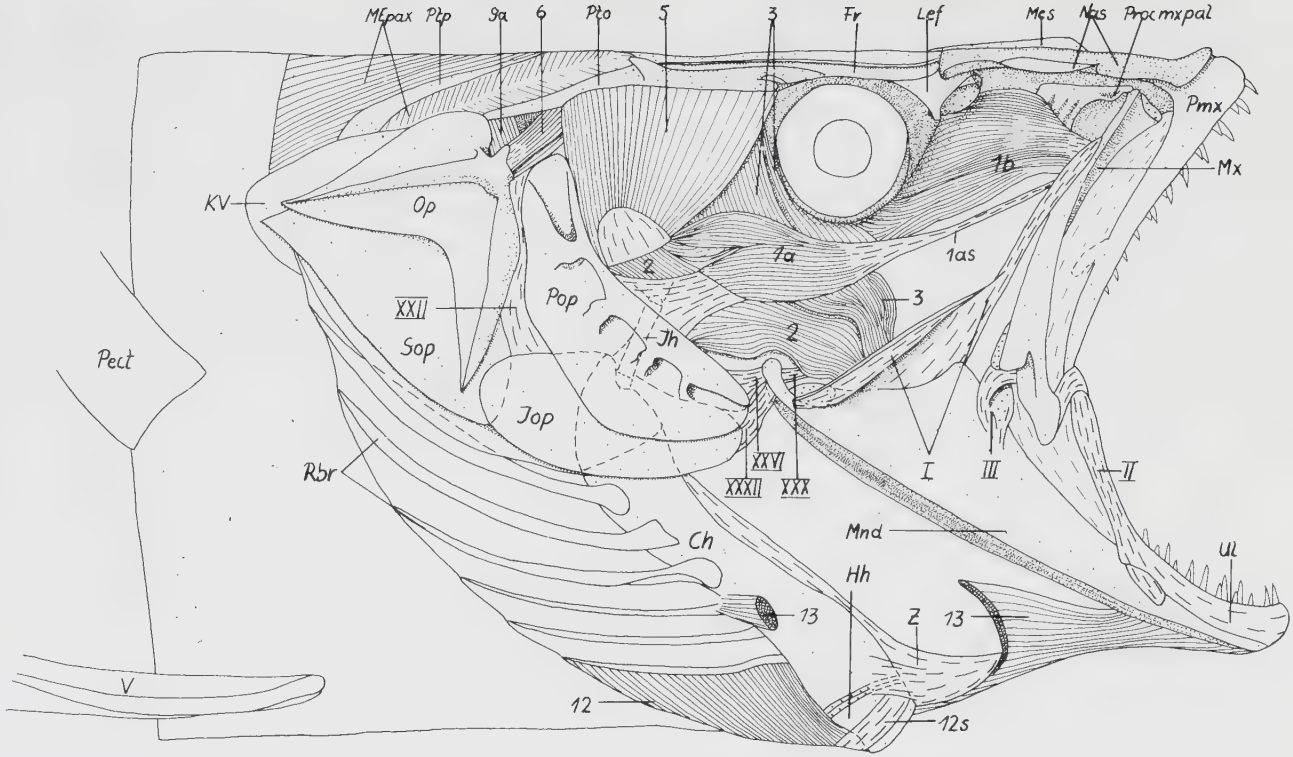


Abb. 33. *Merluccius merluccius:* Aktiviertes Syncranium von lateral nach Entfernung der Haut. Der verdeckte Teil der Hyalspange (Ceratohyalhebel und Interhyale) ist punktiert eingezeichnet. Die Branchiostegalmembran ist nur durch ihre caudale Begrenzung angedeutet. Ein Teil der maxillaren Hautfalte ist entfernt. Die Mundbodenhautfalte zwischen Mandibel und Ceratohyalhebel ist ganz entfernt, teilweise auch der M. protractor hyoidei.

wird hier wie schon bei *Aphanopus* (vgl. S. 309) das Annehmen eines Spektrums von Brockengrößen innerhalb einer oberen und unteren Begrenzung verstanden. Gerade aber die obere Grenze kann für pelagische Raubfische recht verschieden sein. Ganz allgemein ist diese obere Begrenzung durch die Relation von Maulweite, Schlunderweiterungsfähigkeit und Körperlänge ausgedrückt. Schon danach kann angenommen werden, daß *Merluccius* relativ größere Brocken zu verschlingen vermag als *Gadus morrhua;* und die Größenverhältnisse tatsächlich aufgenommener Beutetiere sprechen dafür. So sind für *Gadus morrhua* nach Nikolski (1957) Heringe, die durchschnittlich etwa 40 cm Körperlänge erreichen (Wheeler, 1969), sowie die kleineren Lodden (*Mallotus*) und benthische Wirbellose Hauptbestandteile der Nahrung. *Merluccius merluccius* und auch *Merluccius capensis,* dessen Selbständigkeit als Art gegenüber *Merluccius merluccius* noch von einiger Zeit zweifelhaft war (Barnard, 1925; Rattrey, 1942/47), fressen erwachsen hauptsächlich Fische. *Merluccius merluccius* („Hake") frißt *Gadus merlangus, Scomber, Trachurus,* Formen also, die 50 cm Körperlänge erreichen, und auch den Hering. Für *Merluccius capensis,* der ausgewachsen wie *Merluccius merluccius* über Meterlänge erreichen soll, kann man der Arbeit von Rattrey (1942/47) entnehmen, daß 75 cm lange Tiere Brockengrößen ihrer halben Körperlänge verschlingen. Ausgewachsene *Merluccius merluccius* und *Merluccius capensis* fressen besonders stark auch kleinere Artgenossen, *Merluccius capensis* sogar solche mittlerer Größe (Rattrey, 1942/47). Hiernach aber kann *Merluccius,* eher als *Gadus morrhua,* als ein Schlinger größerer Brocken bezeichnet werden, und er ist hierin mit *Esox lucius* vergleichbar.

Es gibt zwei größere, hauptsächlich fischereiwirtschaftlich orientierte „Monographien" über *Merluccius merluccius,* die aber für das Thema der vorliegenden Arbeit keine Aufschlüsse hergeben (Belloc, 1935; Hickling, 1934). Die von Hickling (1934) zum Nahrungserwerbs-Verhalten des *Merluccius merluccius* gemachten Angaben sind in der vorher zitierten Literatur referiert.

8. Zur Funktionsanalyse des Viscerocraniums von *Merluccius merluccius*

Die Funktionsanalyse des Viscerocraniums soll mit der Schilderung der besonderen Funktionsweise des „Maxillarmechanismus" von *Merluccius* beginnen, da diese für die Beurteilung des gesamten Viscerocranialapparates dieses Fisches von entscheidender Bedeutung ist.

Van Dobben hat 1937 die Mechanik des protrusilen Oberkiefers von *Perca fluviatilis* als Maxillarmechanismus beschrieben. Ein Maxillarmechanismus

ist innerhalb der Teleosteer recht häufig (vgl. S. 265, 266), vielleicht mehrfach konvergent ausgebildet worden auf grundsätzlich stets vergleichbare Weise, so bei den Clupeiformes, Cypriniformes, Perciformes und auch den Gadiformes.

Diesen Mechanismen ist gemeinsam eine Vorstülpbarkeit (Protrusibilität) der Elemente des „neuen" Oberkiefers sowie die Ausbildung einer „funktionellen" Wange. In den Maxillarmechanismus gehen jene Bewegungen der Elemente des „neuen" Oberkiefers immer mehr oder weniger mit ein, die wegen der Verbindung der Kieferelemente mit dem Neurocranium und dem Unterkiefer bei der Hebung und Senkung dieser Funktionsglieder auftreten müssen.

Van Dobben (1937) hat auch eine sehr kurze Analyse des Oberkiefermechanismus von *Gadus morrhua* versucht. Diese Analyse erwähnt unter anderem jedoch nicht den Rostralknorpel der Gadiformes und auch nicht das Lig. maxillo-mandibulare mediale, die aber so vorhanden sind, wie sie Petersen (1914) für *Gadus morrhua* beschrieben hat. Beide spielen in der Oberkieferbeweglichkeit eine gewichtige Rolle. Teilergebnisse der Analyse van Dobbens konnten jedoch durch eigene Beobachtungen verifiziert werden und sind auch durch Angaben von Holmquist (1911) über die Funktion des Lig. primordiale und des M. adductor mandibulae gestützt. In dieser Hinsicht erweist sich der Mechanismus bei *Merluccius* als nicht wesentlich verschieden von dem des *Gadus morrhua*.

Die Analyse des Maxillarmechanismus von *Merluccius* konnte an Frischmaterial vorgenommen werden. An solchem Material lassen sich die Bewegungen aller Apparate des Viscerocraniums und des Schultergürtels, gemäß ihrer Koppelung, leicht verursachen. Es genügt hierzu, die ausfallende Funktion der Hauptmuskeln dieser Bewegungen durch Handgriffe zu ersetzen. Zieht man das Ventralende des Schultergürtels caudo-ventrad anstelle der hier inserierenden hypaxonischen Muskulatur, wird der M. sternohyoideus elastisch gespannt. Andauernder Zug in caudo-ventraler Richtung führt den gesamten Isthmus caudo-ventrad und senkt die Mandibel unter Ausschwenkung der Suspensorien maximal ab. Dabei wird auch der Oberkieferapparat aktiviert. Die Ausschwenkung der Suspensorien geht noch spielender vor sich, wenn man bei leicht geöffnetem Maule zusätzlich die Zunge ventrad drückt. Da der Kopf bei diesen Manipulationen festgehalten werden muß, wird so auch annähernd die Anhebung des Neurocraniums ersetzt, die im lebenden Tier durch den Zug der vorderen epaxonischen Rumpfmuskulatur erfolgt. Das Resultat dieser Manipulationen ist ein maximal aktiviertes Viscerocranium. Ihre Begründung finden diese Handgriffe in den allgemeinen Analysen von Holmquist (1910), Woskoboinikoff (1932), van Dobben (1937) und Tschernavin (1948, 1953).

Wenn der Unterkiefer unter beginnender Spreizung seiner Äste zur Horizontalen abgesenkt wird, gleiten Praemaxillare und Maxillare mit ihren Caudalenden mäßig rostro-ventrad. Sie berühren sich dabei noch wie in der Ruhelage, so daß auch der Processus postmaxillaris praemaxillae dem Maxillare noch von medial her anliegt.

Mit der Unterkieferabsenkung beginnt eine Rollung (Petersen, 1914, für *Gadus*) des großflächigen knorplig-gallertigen Polsters das in das Lig. maxillo-mandibulare mediale eingelagert ist (Abb. 33: *III*). Dieses Polster wird infolge der Spreizung des Unterkiefers von medial gegen

das Maxillarende gedrückt, das sich nun, sowie das mit ihm verbundene Caudalende des Praemaxillares, rostrad zu bewegen beginnt, infolge stärkerer Reibung mit dem Polster. Hat die Unterkante der Mandibel die horizontale Lage erreicht, ist der „neue" Oberkiefer erst mäßig vorgestülpt. Die Oberkante des Maxillares berührt dann noch den unteren Saum des ventrad häutig ausdünnenden Lacrimales. Eine stärkere Absenkung der Mandibel aber, die unter fortschreitender Spreizung ihrer Äste erfolgt (PETERSEN, 1914), spannt das Lig. primordiale (Abb. 22: *I*), das dann auf das Maxillare einen Zug medio-caudad und ventrad ausübt (Abb. 33: *I, Mx*). Unter diesem Zuge nun dreht sich das Maxillare um seine Längsachse und kehrt demzufolge seine Ventralseite laterad (vgl. Abb. 25c und d). Die ventrale Zugkomponente des Lig. primordiale bewirkt, daß der Maxillarkopf an der Vomergelenkfacette (Articulatio vomero-maxillaris) über eine zwischengeschaltete Bandscheibe (Abb. 22: *Mx, XII*) während der Drehung auch etwas ventrad gleitet. Da das Maxillarvorderende mediad gekrümmt ist, wird bei der Drehbewegung das Maxillarcaudalende beträchtlich rostrad geführt. Ebenfalls mit der Drehung des Maxillares wird der Rostralprocessus des Maxillarkopfes, der in der Ruhe medio-ventrad verläuft, stärker rostro-ventrad und laterad gerichtet (vgl. Abb. 25a, c, d: *rMxproc*). Von ventral gesehen spreizen sich diese Rostralprocessus, die bei geschlossenem Maul einander vor dem Vomer genähert liegen, voneinander ab unter Straffung des Lig. intermaxillare und der damit verbundenen Ligg. rostro-maxillaria ventralia. Bei seiner Bewegung wird das Maxillare vom Lig. maxillo-nasale unter dem Processus maxillaris des Palatinums festgehalten, während sich der Ansatz seines Aufhängebandes am Neurocranium, also des Lig. mesethmoideo-maxillare, medio-ventrad verschiebt. Dieses Ligamentum bleibt immer straff.

Das Maxillare überträgt seine Bewegung ventrad auf den Rostralknorpel durch die Ligg. rostro-maxillaria ventralia und vor allem durch die Ligg. rostro-maxillaria dorsalia, die schon in der Ruhelage gestrafft sind (Abb. 22: *XXXVII, R, Mx*) und deren maxillare Insertion infolge der Drehung und Ventradbewegung des Maxillarkopfes ventrad geführt wird. Unter diesem Zuge aber gleitet der Rostralknorpel auf der rostroventrad abfallenden Vorderkante des Ethmo-Vomer-Blockes rostroventrad. Die Gleitfähigkeit des Knorpels in dieser Articulatio rostro-cranialis ist sehr groß; denn gallertiges Gewebe bildet zwischen dem Knorpel und der Rostralkante des Ethmo-Vomer-Blockes gewissermaßen eine „Gelenkschmiere". Das Abgleiten des Rostralknorpels wird durch die Anhebung des Neurocraniums verstärkt, die den Vorgang der Kieferaktivierung auch bei *Merluccius* als Beitrag zur Lösung des „Problems des Wirkungswinkels der Kieferöffnung" (GÜNTHER, 1953) begleitet (vgl. Abb. 18 und 33). Ein

deutlicher Bandapparat zwischen den vorderen Wirbeln der Wirbelsäule erlaubt und sichert diese Vertikalbeweglichkeit des Neurocraniums (Abb. 20). Die Muskeln dieser Bewegung sind die vier epaxonischen Rumpfmuskelzüge, die auf dem Dache des Schädelgewölbes inserieren (Abb. 21: *MEpax*).

Die Praemaxillaria sind nun mit dem Rostralknorpel so fibrös verbunden, daß sie seiner Bewegung folgen müssen. Dabei werden die Ligg. praemaxillo-palatinalia gestrammt. Weil diese Bänder sich überkreuzen, spreizt ihr Zug die Praemaxillaria etwas. Das aber gestattet die fibröse Befestigung der Praemaxillaria am Rostralknorpel und auch dessen Elastizität.

Jedoch auch direkt wird das Praemaxillare durch das Maxillare vorgestülpt. Wie schon geschildert, machen die Rostralprocessus der Maxillaria infolge der Maxillarbewegung eine Bewegung laterad. Dabei wird die Gelenkfläche an ihrer Außenkante, mit der der Processus articuli praemaxillae (der zweite Praemaxillarfortsatz) artikuliert, latero-rostrad und ventrad gerichtet. Infolge dieser Bewegung aber gleitet der Praemaxillarcondylus, der in ein Gelenkpolster eingebettet ist, an der Gelenkfläche des maxillaren Rostralprocessus ventro-laterad und rostrad ab. Die Praemaxillaria werden also durch die Bewegung des Rostralknorpels und direkt durch das Maxillare in der eben geschilderten Weise gegenüber dem Neurocranium und dem Maxillare vorgestülpt (Abb. 33: *Pmx, Mx*). Ihre Rostradbewegung wird dabei durch die kurzen Ligg. praemaxillo-maxillaria medialia begrenzt, deren Verlauf dorso-rostrad dabei in einen ebenen übergeht.

Durch die Vorstülpung des Praemaxillares wird die Hautfalte zwischen dem Praemaxillare und Maxillare ausgespannt. Weil diese Falte rostral tiefer ist als caudal, erlaubt sie dem Rostralende des Praemaxillares eine größere Entfernung vom Maxillare als dem Caudalende. Der Processus postmaxillaris praemaxillae hat nun keinen Kontakt mehr mit dem Maxillare. In dieser Phase sind die Kiefer maximal aktiviert. Die Mandibel ist unter begleitender Ausschwenkung der Suspensorien und Spreizung ihrer Rami weit unter die Horizontale abgesenkt, und die Elemente des „neuen" Oberkiefers sind steil aufgestellt (Abb. 33: *Pmx, Mx, Mnd*).

Bei der Unterkieferabsenkung ist das Lig. primordiale, infolge der Bewegung des Processus coronoideus der Mandibel rostro-ventrad, gestrammt worden und hat, wie geschildert, das Caudalende des Maxillares rostrad gedreht. Diese Rostradbewegung wird aber durch die Reibung zwischen der Rolle des Lig. maxillo-mandibulare mediale und dem Caudalende des Maxillare unterstützt. Denn der enge Kontakt zwischen beiden wird durch die Spreizung der Mandibelrami während der Mandibelabsenkung aufrechterhalten. Gegen Ende der Mandibel-

absenkung wird das Caudalende des Maxillares direkt vor dem Polster hergeschoben (Abb. 33: *III, Mx*). Ist das Lig. primordiale unter Ausschöpfung seiner Elastizität gestrammt, begrenzt es die Absenkung der Mandibel, wie es auch die ebenfalls gespannte maxillare Hautfalte, von der das Ligament eigentlich ein Bestandteil ist, tut (Abb. 33: *I*).

Bei maximal aktivierten Kiefern sind die Elemente des „neuen" Oberkiefers unter Entfaltung der maxillaren und der praemaxillaren Hautfalte steil aufgestellt worden. Zusammen mit der oben vorgeführten Protrusibilität der Praemaxillaria kommt es also bei *Merluccius* zur Entfaltung einer „funktionellen" Wange (Günther, 1953). Somit aber kann von einem echten Maxillarmechanismus bei *Merluccius* gesprochen werden, wenn auch die Verstülpbarkeit der Praemaxillaria geringer ist als vergleichsweise bei den ähnlichen Maxillarmechanismen von *Zeus pungio* (Hofer, 1938; Jourdain, 1878) oder *Ammodytes tobianus* (Kayser, 1962). Diese geringere Beweglichkeit des Oberkiefers hat schon Jourdain für *Gadus* (1878) festgestellt, wenn er auch, wie unter anderem seine Abbildung zeigt, den Apparat nicht maximal aktiviert hat in Unkenntnis der Funktion des M. sternohyoideus als eines Depressors der Mandibel (Holmquist, 1910) und damit auch in Unkenntnis der Wirkung des Zungenbeinapparates.

Im maximal geöffneten Maul bildet der „neue" Oberkiefer mit dem Unterkiefer einen Winkel, der 90 Grad wenig überschreitet. Dieser Kieferwinkel bleibt seitlich etwas offen (vgl. Abb. 33). Das ist gegenüber Formen wie *Gadus morrhua* bei maximal geöffnetem Maul ein augenfälliges Moment und bei *Merluccius* von einem anderen Verlauf des Lig. maxillo-mandibulare begleitet. Der mandibulare Ansatz dieses Ligamentes befindet sich bei *Merluccius* am Ende des rostralen Viertels der Mandibel (Abb. 13: *II*) und nicht weiter rostral wie bei *Gadus*. Während bei *Gadus* die Maulöffnung in einer leicht ventro-caudad geneigten Transversalebene liegt, wobei das Lig. maxillo-mandibulare in dieser Ebene steil vom Caudalende des Praemaxillares und Maxillares zur Mandibelspitze verläuft, verläuft es bei *Merluccius* geschwungen rostro-ventrad und läßt die Mandibelspitze frei. Dieses Ligamentum, das innerhalb einer Bandfaserhülle von knorpelartiger Konsistenz ist, überbrückt gewissermaßen den nicht durch Knochen gestützten unteren Mundrand zwischen Praemaxillare und Mandibel (Abb. 33: *Pmx, Mnd, II*).

Die Rückführung des aktivierten Oberkieferapparates in die Ruhestellung ist bei den Gadiformes besonders eine Aufgabe einer praeorbitalen Portion des M. adductor mandibulae. Diese Portion $A_1\beta$ (Dietz, 1921) ist bei *Merluccius* in mächtiger Ausbildung vorhanden.

Wenn der Oberkieferapparat maximal aktiviert ist, ist der Teil der „funktionellen" Wange, der unter dem Lacrimale eingefaltet war, straff aufgespannt. Diese Wangenhaut verbindet dann den ventral ausdünnenden Lacrimalsaum mit dem Maxillare. Ferner setzt sie hinter der Arbeitskante der Mandibel (Petersen, 1914: der bezahnte Dentaloberrand) auf dem Mandibulare an. Beim Kieferschluß muß die Hautfalte wieder medial vom Lacrimale eingefaltet werden. Das erfolgt einmal von rostral her, wo der Maxillarkopf auch bei aktivierten Kiefern medial vom Lacrimale liegt. Zum anderen aber geht caudal der Processus coronoideus mandibulae dem Maxillare bei der Kieferschließbewegung dorso-caudad voran. Er liegt ja um die Dicke der Polsterrolle des Lig. maxillo-mandibulare mediale weiter medial als das Maxillarcaudalende. Bei dieser Bewegung führt der Processus coronoideus die an ihn ansetzende Haut hinter das Lacrimale. Damit aber hat auch caudal die Einfaltung der maxillaren Hautfalte begonnen. Die Einwärtsbewegung des Maxillarendes folgt dabei, über das Lig. maxillomandibulare mediale angeschlossen, dem Processus coronoideus.

Nach den vorn (Kapitel 6) erhobenen morphologischen und strukturellen Daten über den viscerocranialen Nahrungserwerbsapparat von *Merluccius* und nach der Analyse des Maxillarmechanismus ist zunächst deutlich, daß bei *Merluccius* nur sehr bedingt von einer „Stoßraubschnauze" gesprochen werden kann, und daß sie jedenfalls nicht mit dem „neuen" Oberkiefer als dorsalem Zangenarm der Kiefergreifzange funktioniert.

Eine schnauzenartige Rostradverlängerung des Ethmo-Vomer-Blockes ist nur ansatzweise ausgebildet. Die Vorschaltung des Rostralknorpels hat mit einer Schnauzenbildung wenig zu tun, sondern vielmehr, wie die Analyse des Maxillarmechanismus zeigt, mit der Beweglichkeit der Elemente des „neuen" Oberkiefers am Neurocranium. Eher kommt die tiefe Maulspalte des Merluccius, wie sie bei geschlossenem Maule augenfällig ist, dadurch zustande, daß seine Kiefer weiter caudad reichen als bei vielen anderen Gadiden (vgl. Abschnitt 6.131). Der Kieferstiel ist dabei aber doch rostrad gerichtet (vgl. für diese Problematik zuletzt Günther, 1962).

Zwar sind auch bei *Merluccius* wie bei *Aphanopus* die Praemaxillaria vor dem Neurocranium miteinander verbunden, hier aber breit syndesmotisch und über den elastischen Rostralknorpel. Zudem ist der „neue" Oberkiefer auch nicht verfestigt durch eine etwaige Verschmelzung von Praemaxillare und Maxillare. Diese Elemente bleiben wie bei den meisten Teleosteern durchaus getrennt. Der gesamte Oberkieferapparat ist am Neurocranium nur durch die Bänder, vor allem durch das System des „Ligamentum tricruciatum" (Petersen, 1914), beweglich

aufgehängt. Er ist in sich und in den rostralen Gleitgelenken — Articulatio rostro-cranialis und Articulatio vomero-maxillaris — beweglich. Der bezahnte und für einen Zugriff auf die Beute in Frage kommende Oberkieferteil ist auch bei den Gadiden das Praemaxillare, während das Maxillare auch bei ihnen, die nicht zu den percomorphen Acanthopterygiern gehören, weitgehend aus der Mundrandbegrenzung ausgeschieden ist und damit aus jeder Beißkieferfunktion. Es funktioniert auch hier im Maxillarmechanismus für die Protrusibilität des Praemaxillares. Daß hier eine echte Protrusibilität der Praemaxillaria, wenn auch in geringerem Maße als bei anders konstruierten Maxillarmechanismen, vorliegt, ist schon vorn bei der Analyse des Maxillarmechanismus des *Merluccius* deutlich geworden. Nach alledem aber ist auch geklärt, daß die — immerhin spezialisiert bezahnten und langen — Praemaxillaria des *Merluccius* weder rostral noch caudal ein hinlänglich festes dorsales Widerlager haben können. So ist ihre Funktion als Beißkiefer auch nicht möglich.

Merluccius besitzt jedoch einen Maxillarapparat, dessen Aktivierung, wie schon vorn geschildert, unter Entfaltung einer „funktionellen" Wange (Günther, 1953), die also auch das protrudierte Praemaxillare mit dem Maxillare verbindet, vor sich geht.

Damit aber wird (vgl. Kapitel 1) auch bei *Merluccius* und den anderen Gadiden die bei den Teleosteern häufigste konstruktive Lösung der Technik des Nahrungserwerbes erreicht. Die Technik des Nahrungserwerbes wird damit bei beißuntüchtig gewordenem („neuen") Oberkiefer umgestellt auf die des „S a u g s c h n a p p e n s" (Matthes, 1934), bei der — meist kleinere, manchmal aber auch größere — Nahrungsbrocken nicht mehr mit den Kiefern ergriffen werden, sondern unter Ausnutzung der gesteigerten Splanchnokinetik mit einem Wasserstrom eingesaugt werden (Günther, 1953).

Es ist aber unzweifelhaft, daß *Merluccius* seinen Nahrungserwerb nicht ausschließlich oder auch nur zum größten Teil mittels des „Saugschnappens" bestreitet. Er ist als aktiver Räuber und „Großbrockenschlinger" (Günther und Deckert, 1953) bekannt (vgl. Kapitel 7). Seine häufig relativ sehr großen Beutetiere können nur mit einem Fangbiß unter Verwendung einer Beißzange nach Art einer „Stoßraubschnauze" bewältigt werden. In der Tat ist hier neben der Befähigung zum „Saugschnappen" im Nahrungserwerbsapparat von *Merluccius* auch eine recht effektive B e f ä h i g u n g z u e i n e m F a n g b i ß mit relativ einfachen Mitteln entwickelt worden. Einmal hat *Merluccius* die Maulöffnung gegenüber den weniger hechtartigen Gadus-Formen vergrößert durch Kieferverlängerung und durch eine leichte Reduktion der „funktionellen" Wange, die hier auch bei maxi-

maler Kieferaktivierung den „sekundären" Kieferwinkel deutlich offen läßt (vgl. Abb. 33). Ferner besitzt *Merluccius* das vorn beschriebene Fanggebiß, das innerhalb der Gadiden einzigartig ist (Tomes, 1899). Und schließlich tritt in der Kiefergreifzange ein anderer Antagonist der Mandibel auf, als der der beißuntüchtige „neue" Oberkiefer nicht beansprucht werden kann; dieser eigentliche Antagonist der Mandibel in der — mit einigem Vorbehalt — Stoßraubschnauze von *Merluccius* ist nun der bei ihm stärker verbreiterte und zulänglich bezahnte Vomer, also die Spitze des axialen Gaumens der Teleosteer. Diese oder auch eine nur akzessorische Funktion als Antagonist der Mandibel hat der Vomer bei Teleosteern häufiger. Schon 1886 wies Vitus Graber in dieser Hinsicht auf den Vomer von *Cyprinus carpio* hin, und 1914 erwähnt Petersen diese Funktion für den Vomer von *Gadus morrhua*. Für den verwandten *Merluccius* kann hierzu festgestellt werden, daß sein stärker bezahnter Vomer noch breiter als der von *Gadus* ist. Die Verbreiterung des Vomers ist um so augenfälliger, als auch die Gadiformes wie fast alle Teleosteer einen tropibasischen Schädel besitzen.

Demnach aber kann das Zupacken des *Merluccius* und auch noch das von *Gadus morrhua* bei der Annahme größerer Brocken als ein „umgreifender Fangbiß" bezeichnet werden, das heißt, Vomer und Mandibel packen in erster Linie zu, die bezahnten Praemaxillaria und die unbezahnten Maxillaria umgreifen die Beute, während die Maxillaria dabei eine „funktionelle" Wange aufspannen (Günther, 1953). Das Auftreten einer „funktionellen" Wange bei *Merluccius* als ein hier zwar nicht völliger, aber doch weitgehender, seitlicher Verschluß der Kieferwinkelöffnung (Abb. 33) ist ein nicht erwartetes Ergebnis der Analyse; denn das tiefgespaltene Raubmaul und seine stärkere Bezahnung ließen eher Verhältnisse wie bei *Esox lucius* erwarten, der lediglich eine partielle „funktionelle" Wange und keinen Maxillarapparat besitzt (Kampf, 1961).

Aber wie bei *Aphanopus* und *Esox* sind — und das wieder in anderer Konstruktion — im Nahrungserwerbsapparat des *Merluccius* die Möglichkeit des „Saugschnappens" und die Möglichkeit des Zugriffes auf die Beute konstruktiv gegeben, wie im Vorstehenden dargelegt worden ist.

Wie schon *Aphanopus* besitzt auch *Merluccius* im Nahrungserwerbsapparat einen Schlundknochenapparat, der seiner Funktion nach als „Pharyngealzange" (Kayser, 1962) bezeichnet werden kann. Diese Funktion hat Andrijaschew (1945) für pelagische Raubfische allgemein gekennzeichnet (vgl. hierzu S. 323). Diese Arbeit enthält aber keine Angaben über die beteiligten Muskeln. Diese Muskeln sind aber zweifellos jene, die einmal direkt zu den Schlundknochen gehören, und

dann jene, die die Kiemenbögen dorsal und ventral bewegen; denn den Bewegungen der Schlundknochen sind solche der Kiemenbögen, wegen der engen Artikulation zwischen diesen und jenen, integriert. Die dorsalen Schlundknochen sind bei *Merluccius* plattenförmig ausgebildet (Abb. 29a, b: *Pb 2 - 4*). Ihre Muskulatur ist ganz ähnlich differenziert (Abb. 30: *14, 15, 17 - 19, 21 - 26*; Abb. 32: *34 - 37, 42*) wie bei *Aphanopus*. Dorsal sind allerdings der M. levator arcus branchialis externus 3 und M. obliquus dorsalis superior 2 nicht ausgebildet, und ventral treten an die Stelle der Mm. pharyngoarcuales des *Aphanopus* bei *Merluccius* die Mm. pharyngohyoidei, die mit langer Sehne am Urohyale inserieren.

Es bleibt noch ein Blick auf den Atmungsapparat des *Merluccius* zu werfen. Die auch bei ihm vorhandene Pseudobranchie hat keine eigentliche respiratorische Funktion, wie bei den Teleosteern allgemein (Harder, 1964). Die Kiemenbögen aber sind auf ganzer Länge mit respiratorischen Blättchen bedeckt als ein Ausdruck der Atmungsintensität des *Merluccius*, wie sie bei ihm als pelagischem Raubfisch vorliegen muß. Der Apparat zeigt keinerlei extrem besondere Züge. Die Normalatmung dürfte bei ihm so ablaufen, wie sie im Aquarium an *Gadus morrhua* beobachtet werden konnte. Diese Atmung erfolgt sicher gemäß der allgemeinen Darstellung von Woskoboinikoff (1932). Für *Gadus* und auch für *Merluccius* läßt sich aber eine stärkere Beteiligung der Branchiostegalmembran schon in der Ruheatmung beobachten als etwa bei *Perca, Lucioperca, Sphyraena*, stärker auch als die indirekt erschlossene Wirkung der Branchiostegalmembran bei *Aphanopus*, die im Fortgange der hier vorgelegten Arbeit inzwischen durch Lebendbeobachtungen an *Sphyraena* gestützt wird. *Sphyraena* ist hier sicher mit *Aphanopus* vergleichbar; denn außer vielen funktionellen Ähnlichkeiten ist bei *Sphyraena* wie bei *Aphanopus* der operculare Teil der Klappe der lateralen Kiemenhöhle (Woskoboinikoff, 1932) bis an die ventrale Kopfkante ausgedehnt. Gerade das aber gilt nicht für *Merluccius*. Bei *Merluccius* ist wie bei *Gadus* der knöcherne Kiemendeckel demgegenüber kleiner, so daß bei Beobachtung des atmenden Fisches von lateral die caudalen drei Branchiostegalstrahlen sichtbar werden. In der Inspiration werden sie gespreizt, in der Expiration werden sie einander genähert. Die hier wirkenden Muskeln sind gegenüber *Aphanopus* deutlich differenziert (vgl. die Beschreibung der *Mm. hyohyoidei dorsalis* und *ventralis* bei *Aphanopus* S. 300, 301 und bei *Merluccius* S. 344). Während also bei den oben genannten Formen die Branchiostegalmembran in der Ruheatmung nur von ventral in mäßiger Aktivität zu sehen ist — wie das ebenfalls für *Aphanopus* zu vermuten ist —, arbeitet sie bei den Gadiden schon in der Ruheatmung ventral und lateral, wie auch beim Zackenbarsch *Promicrops*, aber nicht so stark

wie bei *Scorpaena,* die ja als Bodenfisch lebt. Diese Beteiligung der Branchiostegalmembran an der Ruheatmung, die über ein etwa normales Ausmaß bei den Teleosteern hinausgeht, bedeutet aber, daß bei den Gadiden schon in der Ruheatmung auch der branchiostegale Teil der lateralen Kiemenhöhle an der Atemwasserventilation stärker beteiligt ist. Auch hier scheint wieder eine Beziehung zur Breitköpfigkeit der Gadiden zu bestehen, wie wohl überhaupt für breitköpfige Fische (z. B. *Promicrops*).

9. Vergleichende funktionelle Betrachtung der Viscerocranien von *Aphanopus carbo* und *Merluccius merluccius*

Beide hier untersuchten Knochenfische sind große, pelagische Raubfische. *Merluccius* hat gegenüber *Aphanopus* den stärkeren Brockengrößenanspruch (vgl. Kap. 4 und 7). Diese Tatsache wird schon dadurch angedeutet, daß er, infolge seiner viel breiteren Körperform, ein weiteres Maul und einen weiteren Schlund als *Aphanopus* besitzt. Der Körper des *Aphanopus* ist dagegen seitlich stark komprimiert. Eine damit bei den Teleosteern oft verbundene Erhöhung des Körpers in der Vertikalen ist bei *Aphanopus* nicht eingetreten. *Aphanopus* ist im ganzen stärker gestreckt als *Merluccius* (vgl. Abb. 1 und 18), und so erscheinen bei ihm auch die Bauelemente des Syncraniums gestreckter als bei *Merluccius.* Das unter anderem ist in den topographischen Kapiteln detaillierter dargestellt worden.

Durch die Funktionsanalyse der Nahrungserwerbsapparate beider Fische ist die konstruktionsfunktionelle Seite dieser Apparate innerhalb der für die Teleosteer hier geltenden Problematik (vgl. die Einleitung) untersucht worden. Insbesondere war hier die „biologische Rolle" des „neuen" Oberkiefers im Nahrungserwerbsapparat zu erhellen.

Beide Fische benutzen ihren bezahnten „neuen" Oberkiefer in durchaus anderer Weise. Während bei *Aphanopus* der „neue" Oberkiefer als dorsaler Zangenarm in der Kiefergreifzange funktioniert, also durchaus auf Druck beanspruchbar sein muß, ist bei *Merluccius* eine derartige Funktion, die nach Kenntnis des Brockengrößenanspruches des *Merluccius* erwartet werden muß, dem Vomer übertragen. Sein „neuer" Oberkiefer dagegen wird ganz überwiegend auf Zug beansprucht, gemäß seiner Rolle im umgreifenden Fangbiß des *Merluccius* (vgl. Abb. 34).

Vorn wurde schon die andere Verwendung des „neuen" Oberkiefers bei *Aphanopus* — neben der als dorsaler Zangenarm — eruiert, nämlich jene Rolle, die er als Spannrahmen einer allerdings nur partiellen

„funktionellen" Wange spielt. Und vorn wurde auch dargelegt, daß und inwiefern diese beiden „biologischen Rollen" des „neuen" Oberkiefers bei *Aphanopus* ermöglicht sind. Jedoch muß seine Rolle als dorsaler Zangenarm in der Kieferzange des Nahrungserwerbsapparates von *Aphanopus* mitsamt der konstruktiven Ermöglichung solcher für die Teleosteer recht problematischen Funktion hervorgehoben werden. *Merluccius* ist ein solcher Zangenzugriff mit dem „neuen" Oberkiefer nicht möglich. Bei ihm ist die hauptsächliche „biologische Rolle" des „neuen" Oberkiefers die eines Spannrahmens für eine „funktionelle" Wange in der Konstruktion des Maxillarapparates, während der Zugriff auf die Beute mit der Kieferzange dorsal fast völlig dem Vomer obliegt. *Merluccius* besitzt ja einen ausgeprägten Maxillarapparat, wenn auch nicht von extremer Protrusibilität, wie vorn beschrieben worden ist. Deshalb bleibt auch bei ihm der „Wirkungswinkel" der Kieferöffnung seitlich noch bis zu einem gewissen Grade offen. Diese Tatsache aber erscheint ganz unmittelbar als Voraussetzung eines Zugriffes auf die Beute mit dem Vomer in Zusammenhang mit dem gesteigerten Brockengrößenanspruch. Daß aber Gadiden mit weiter rostrad verlegtem Unterkiefergelenk einen Maxillarapparat zu bilden vermögen, der bei maximaler Aktivierung den „Wirkungswinkel" der Kieferöffnung seitlich völlig abschließt, zeigen Formen wie *Gadus aeglefinus* und *Gadus* (*Trisopterus*) *esmarki*. Und damit verbunden ist die Verkleinerung der Mundöffnung, die Reduktion des Brockengrößenanspruches und die überwiegende Nahrungsaufnahme mit dem Atemwasserstrom.

Die Unterschiede in den Gebissen von *Aphanopus* und *Merluccius* sind vorn beschrieben worden. Hier soll nur noch einmal hervorgehoben werden, daß bei *Aphanopus* alle Zähne feststehen und — abgesehen von den großen Fangzähnen — in einer Reihe angeordnet sind; bei *Merluccius* aber stehen sie zweireihig, und die großen Zähne der inneren Reihe sind caudad umlegbar. Diese Zähne werden im umgreifenden Fangbiß des *Merluccius* auch nur durch Zug rostrad beansprucht, und ihr Widerlager auf den Kiefern ist demgemäß ausgebildet. Während so bei *Merluccius* das Gebiß in enger Beziehung zur Nahrungsaufnahme spezialisiert ist, konnte für *Aphanopus* ein so enger Zusammenhang zwischen dem so hoch spezialisierten Gebiß und der Nahrungsaufnahme nicht erwiesen werden. Denn obwohl die — hier in Alveolen sitzenden — Zähne mit ihrer Effektivität einen Zerkleinerungsbiß im Regelfalle anzudeuten scheinen, konnte dieser weder funktionell-anatomisch noch bionomisch glaubhaft gemacht werden. Der Zugriff auf die Beute, der bei *Aphanopus* und bei *Merluccius* in der jeweils oben dargestellten Weise erfolgt, setzt bei beiden Fischen ein dorsales, neurocraniales Widerlager für den Beißdruck voraus. Dieser Beißdruck entsteht bei beiden Fischen vor der Orbita; denn beide Fische haben ihre „Mund-

höhlen- und Kieferfunktion" vorverlagert — diese Entwicklung ist für die Teleosteer weithin charakteristisch (siehe hierzu die Einleitung) —, zugleich aber haben sie durch die Bildung einer Schnauze bzw. den Ansatz dazu die mit dieser Entwicklung verbundene Verkürzung der Kiefer sekundär teilweise wieder aufgehoben. Die hier in Rede stehende Schnauze ist vom Typus der „Stoßraubschnauze" (Höller, 1935 für *Esox*, aus Kampf, 1961).

Allgemein kann für Stoßraubschnauzen bei Teleosteern definiert werden: eine Stoßraubschnauze ist ein tiefgespaltenes Raubmaul mit rostrad verlängerten Kiefern, das auf der Grundlage des rostrad gerichteten Kieferstieles (Günther, 1962) gebildet ist und unter beträchtlicher Erweiterung laterad auch den „Wirkungswinkel" der Kieferöffnung (Günther, 1953) seitlich deutlich offen läßt. Auf andere Typen der Schnauzenbildung bei Teleosteern wie etwa die ausgesprochenen Greifschnauzen von Formen wie *Belone* und *Xenotodon* soll hier nicht näher eingegangen werden.

Bei *Aphanopus* wird die Stoßraubschnauze durch die Streckung des Ethmo-Vomer-Blockes gebildet und zudem dadurch, daß der Oberkieferschnabel — entsprechendes gilt für die Mandibel — noch über das Neurocranium hinaus verlängert ist, wie auch die Praemaxillaria bei *Sphyraena*, aber nicht so weitgehend wie die Praemaxillaria bei *Belone* u. a. Bei *Esox* dagegen wird die Stoßraubschnauze nur durch die einander entsprechende Streckung von Ethmo-Vomer-Block und Kieferelementen — hier ist der „alte" Oberkiefer wieder der Beißkiefer — gebildet. Demgegenüber kann bei *Merluccius* nur bedingt von einer Stoßraubschnauze gesprochen werden, besser aber von einem Ansatz zur Bildung solcher Schnauze. Denn bei ihm ist das Neurocranium nur mäßig rostrad verlängert, und der dem Ethmo-Vomer-Block vorgeschaltete Rostralknorpel dient vor allem dem Bewegungsmechanismus der Elemente des „neuen" Oberkiefers — dieser hat vorn als Maxillarapparat seine besondere Analyse erfahren —; der Knorpel kann also auch nicht als integraler Bestandteil des Schnauzendaches angesehen werden.

Das Schnauzendach ist nun konstruktionsfunktionell eng mit dem dorsalen Widerlager für den Beißdruck korreliert. Und es erhebt sich so die Frage nach der Festigkeit des Ethmo-Vomer-Blockes.

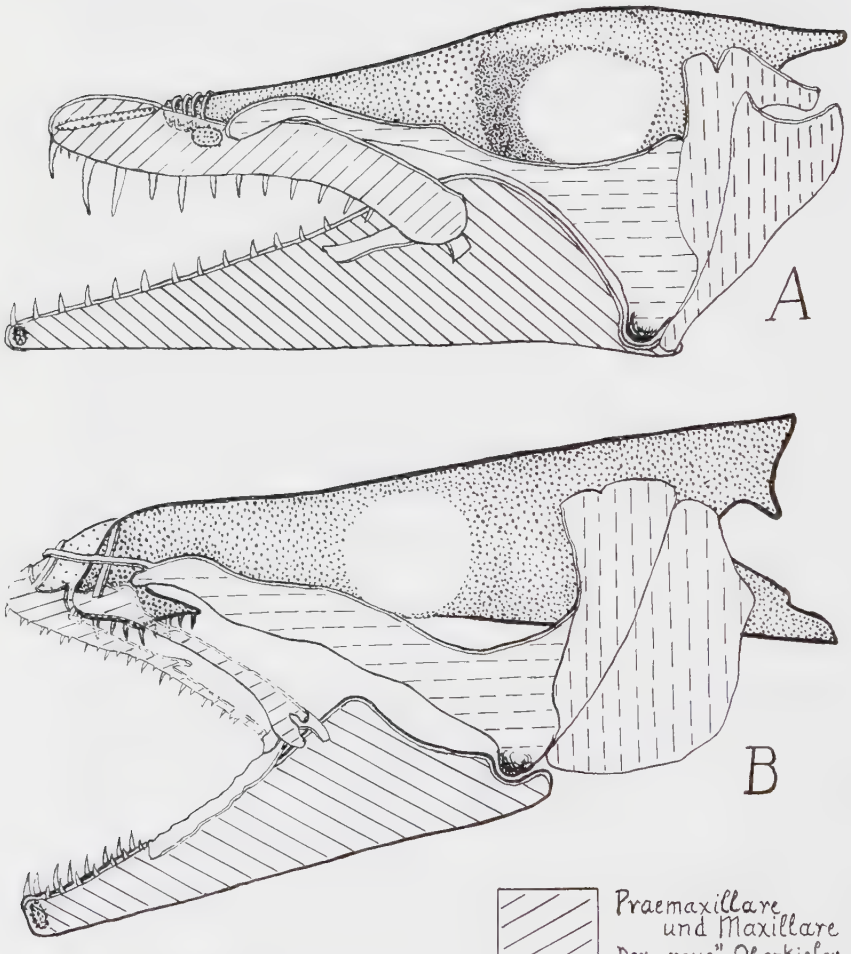
Bei *Aphanopus* bildet das Vorderende des Ethmo-Vomer-Blockes ein besonders gestaltetes Widerlager für den schnabelartigen „neuen" Oberkiefer (Kap. 3 und 6). Die Festigkeit dieses Widerlagers ist aber gesichert, weil der solide, balkenartige Ethmo-Vomer-Block akinetisch mit dem an der Wirbelsäule gesicherten, starken Schädelgewölbe über die versteifte Interorbitalbrücke und den ventrad ausgebuchteten Schädelkiel verbunden ist. In dem dorsalen Widerlager des Oberkieferschnabels am Rostralende des Ethmo-Vomer-Blockes greift nun der gesamte Beu-

tedruck, der auf den Oberkiefer einwirkt, nach Aufspaltung der Resultierenden mit einer größeren Komponente dorsad und einer viel kleineren Komponente caudad an. Mit der wohl zulässigen Vereinfachung, daß diese Beutedruckeinwirkung in der Medianebene des ja relativ schmalen Ethmo-Vomer-Blockes erfolgt, kann die kleinere Komponente, die als Schub caudad auf den Block einwirkt, nach dem Satz von der Linienflüchtigkeit eines Vektors an den Verbindungspunkt (idealisiert) des Ethmo-Vomer-Blockes mit dem Schädelkiel verschoben werden. Sie wirkt hier unmittelbar auf diese Verbindung ein, zugleich aber auch als Drehmoment mit der Höhe des Blockes als Kraftarm auf dessen Verbindung mit der Interorbitalbrücke. Vernachlässigt man nun die Höhe des Ethmo-Vomer-Blockes gegenüber seiner viel größeren Länge, dann wirkt die Druckkomponente dorsad mit der Länge des Blockes als Kraftarm als Drehmoment dorsad auf die Verbindungsstellen des Ethmo-Vomer-Blockes mit der Interorbitalbrücke und dem Schädelkiel ein. Die Drehmomente beider Komponenten sind antagonistisch, doch ist das im Uhrzeigersinn drehende der Kraft und dem Hebelarme nach viel beträchtlicher als das gegen den Uhrzeigersinn drehende. Das aber heißt, daß in den Verbindungsstellen des Ethmo-Vomer-Blockes mit der Interorbitalbrücke und dem Schädelkiel die Einwirkung des vorderen Drehmomentes allein übrigbleibt, allerdings um die Einwirkung des hinteren Drehmomentes verringert. Dieser Einwirkung nun müssen die Verbindungsstellen widerstehen, und sie erscheinen in der Tat auch recht fest. Nicht abgeschätzt werden kann hier, inwiefern die Ausbuchtung des spangenartigen Parasphenoides — also des Schädelkieles — ventrad eine Rolle spielt für die Sicherung der Verbindungsstellen.

Anders als bei *Aphanopus* ist das dorsale Widerlager bei *Merluccius* beschaffen, und die Vorderkante des Ethmo-Vomer-Blockes ist in völlig anderer Weise konstruktiv genutzt. Sie stellt ja eine Gleitschiene für den großen Rostralknorpel dar — wie übrigens ganz ähnlich bei den Plattfischen (Flüchter, 1963) —, damit aber auch indirekt für die mit ihm weitgehend verbundenen Praemaxillaria. Der verbreiterte Vomer aber wird für einen Zugriff auf die Beute benutzt und ist auch entsprechend bezahnt. Auf den Vomer nun, der in der Horizontalen bei *Merluccius* stärker verbreitert ist, wirkt der Beutedruck ganz überwiegend dorsad ein. Für eine solche Beanspruchung ist das Neurocranium auch entsprechend solide gebaut. Das Schädelgewölbe ist sehr massiv, und seine Basis ist verbreitert. Auf diese Basis überträgt das auffällig geradegestreckte Parasphenoid seine Beanspruchung beim Zubiß. Die Interorbitalbrücke wird wieder durch starke Frontalstreben verstärkt, die hier bei *Merluccius* durch die verbreiterten und starken Lateralethmoide gewissermaßen rostrad verlängert werden. Diese so verlängerten Streben fallen nun rostro-ventrad auf den Vomer ein, so daß

sie mit dem Schädelkiel jederseits ein zur Medianebene nur mäßig schräg liegendes Dreieck bilden. Diese starken Dreiecke teilen also den Beutedruck auf und übertragen ihn, jeweils mit zweien ihrer Seiten, auf das starke Schädelgewölbe dorsal und basal. Daneben ist auch noch das Mesethmoid, das dorsal auf dem Vomer liegt, in besonderer Weise gesichert. Einmal ist es durch seitliche Flügel auf den starken Lateralethmoiden abgestützt, dann aber noch durch eine mediane Strebe, die es mit den medialen Vorderenden der Frontalia bildet, auf der Interorbitalbrücke. Diese Vorderenden der Frontalia sind dorso-rostrad gerichtet und bilden so mit dem erhöhten Mesethmoid eine Strebe, die sich auf der ventro-rostrad abfallenden Interorbitalbrücke abstützt. Hierin liegt sicher auch eine funktionelle Bedeutung der Knickung des Schädeldaches von *Merluccius*. Denn sie ermöglicht einmal die Dreiecks-konstruktion aus Frontal- und Lateralstreben, wie oben beschrieben, dann aber auch überhaupt erst die Abstützung des Mesethmoides durch allerdings nur mäßig ventro-caudad gerichtete Streben. Daß bei *Merluccius* diese Konstruktion massiver erscheint und auch in ganz anderer Art als bei *Aphanopus*, kann wohl direkt in Zusammenhang mit der Tatsache gesehen werden, daß es bei *Merluccius* das Neurocranium selbst ist, das mit dem Vomer als Antagonisten der Mandibel die Beute ergreift (vgl. Abb. 34).

In diesem Zusammenhang soll nochmals betrachtet werden, wie *Aphanopus* und *Merluccius* das „Problem des Wirkungswinkels der Mundöffnung" (Günther, 1953) gelöst haben. *Merluccius* hat einen Maxillarapparat ausgebildet, dessen maximale Aktivierung unter Anhebung des Neurocraniums zur Waagerechten erfolgt, so daß die Winkelhalbierende des Wirkungswinkels der Kieferöffnung parallel zur Körperlängsachse auf die Beute hin gerichtet ist (Abb. 33). Das gilt bei *Merluccius* nun besonders für den Vomer als funktionellem Antagonisten der Mandibel beim Zugriff auf die Beute. Und in der Tat wird diese Aktionsstellung des Vomers durch die Anhebung des Neurocraniums erreicht, die durch eine erhebliche Vertikalbeweglichkeit zwischen den vorderen Wirbeln der Wirbelsäule ermöglicht wird. Hierfür ist zwischen diesen Wirbeln ein deutlicher Bandapparat ausgebildet, wie schon vorn erwähnt (Abb. 20). Auch *Aphanopus* hat das hier betrachtete Problem gewissermaßen ideal gelöst (Abb. 16). Bei ihm ist ja unmittelbar der „neue" Oberkiefer als Oberkieferschnabel der Antagonist der Mandibel im Zugriff auf die Beute. Dieser Oberkieferschnabel aber wird ja nicht nur infolge der Absenkung der Mandibel — wie vorn geschildert — beträchtlich schräg gestellt, sondern auch durch die implizierte Anhebung des Neurocraniums, so daß die Winkelhalbierende der Kieferöffnung nach vorn gerichtet ist. Diese Schrägstellung ist es ja auch, die den „neuen" Oberkiefer bei *Aphanopus* nicht mit seiner ganzen


A
B
Praemaxillare
und Maxillare
Der „neue" Oberkiefer
Palatin-Pterygoid-
Quadrat-Spange
Der „alte" Oberkiefer
Neurocranium
Unterkiefer
Kieferstiel
und Praeoperculare
Markierung von Gelenk-Verbindungen, die in Wirklichkeit
in solcher Seitenansicht nicht sichtbar sind

Länge zur Wirkung kommen läßt, wie das schon vorn festgestellt worden ist. Die Wirkung der Stoßraubschnauze — anders als die einer Greifschnauze — wird durch eine solche funktionelle Kieferverkürzung nun keineswegs beeinträchtigt, durch die damit verbundene Lösung des „Problems des Wirkungswinkels der Mundöffnung" vielmehr begünstigt. Und die funktionell-anatomische und bionomische Analyse des Nahrungserwerbes des *Aphanopus* ergab auch, daß diese so beträchtliche Schrägstellung des Oberkieferschnabels in der Aktion ihm die „biologische Rolle" eines Spannrahmens für eine partielle „funktionelle" Wange erst ermöglicht. Bei *Aphanopus* verteilt sich die Vertikalbeweglichkeit in der Wirbelsäule über einen größeren Bereich als bei *Merluccius;* denn ein so spezialisierter Bandapparat wie bei *Merluccius* ist hier nicht vorhanden. Im aktiven Apparat, der die Anhebung des Neurocraniums bewerkstelligt, sind die epaxonischen Rumpfmuskelzüge, die bei beiden Fischen in den Gruben auf dem Dache des Schädelgewölbes inserieren, von erheblicher Bedeutung, wie ja bei vielen Teleosteern.

Abb. 34. *Aphanopus carbo* Lowe und *Merluccius merluccius* L., schematische Konstruktions-Abbildungen für die Lösung der Frage nach dem „funktionellen Oberkiefer" in den Raubschnauzen dieser räuberisch lebenden Knochenfische.

A: *Aphanopus carbo;* der „funktionelle Oberkiefer ist hier konstruiert mit den — beiderseits zu einheitlichem Funktionselement miteinander verwachsenen — Praemaxillar-Maxillar-Spangen, die rostral in einem (fast in der Längsachse des Fisches lang erstreckten) Scharniergelenk recht fest miteinander verbunden sind. Der beim Ergreifen der Beute auf die beiderseitigen Oberkiefer-Äste entstehende „Beißdruck" wird abgefangen: 1. vom rostralen, kegelförmigen Zapfen des Mesethmoids, der in den caudad offenen Winkel zwischen den beiderseitigen Oberkiefer-Ästen eingepaßt ist. An ihm liegen die beiderseitigen Oberkiefer-Äste durch Bänder fest, die zwischen ihnen ausgespannt sind und den Mesethmoid-Zapfen dorsal und ventral umgreifen; 2. von dem Vomer, weil an ihm das Maxillare in der Articulatio vomeromaxillaris gelenkt; 3. von dem Processus maxillaris des am Mesethmoid (beweglich) festliegenden Palatinums, das hier dorsal über das Maxillare greift. Um diese 3 fast locations-identischen Punkte, die den Beißdruck für den „funktionellen Oberkiefer" abfangen, sind die beiderseitigen Praemaxillar-Spangen in der Sagittal-Ebene (in Grenzen) drehbar.

B: *Merluccius merluccius;* der „funktionelle Oberkiefer", d. i. der dorsale Antagonist des Unterkiefers in der Greif-Zange des Raubmaules, ist hier konstruiert mit dem (wie gewöhnlich) am Neurocranium unbeweglich festliegenden, unpaaren Vomer, der stark bezahnt und laterad sowie caudad erweitert ist. Die — jederseits nur häutig miteinander verbundenen — dünnen Spangen der beiderseitigen Praemaxillaria (rostral nur syndesmotisch verbunden) und Maxillaria (rostral am Vomer gelenkend) haben keine „Beißfunktion"; sie sind durch das „Ligamentum tricruciatum" (eingezeichnet) mit den Rostral-Köpfen der Palatina resp. mit dem dorso-rostralen Rand des Mesethmoids verbunden.

Der Nahrungserwerb beider Fische setzt einen festen Kieferstiel, ein sicheres Unterkiefergelenk auch bei starker Belastung und eine kräftige Kieferschließmuskulatur voraus.

Vorn konnte für *Aphanopus* eine Konstruktion des Kieferstieles, die von der für Teleosteer üblichen Weise abweicht, beschrieben werden, während er bei *Merluccius* ganz normal das Symplecticum enthält. Das Ausscheiden des Symplecticums aus dem Kieferstiel des *Aphanopus* hat bei ihm den intercalaren Knorpel teilweise reduziert und zu einer stärkeren Vereinigung von Hyomandibulare und Praeoperculum als bei *Merluccius* geführt. In Zusammenhang mit dieser stärker suspensoriellen Funktion des Praeoperculums bei *Aphanopus* konnte vorn ein eigenartiges und wohl noch nicht beschriebenes Gleitflächengelenk zwischen dem caudalen Mandibelende und dem Praeoperculum als Sicherung des eigentlichen Unterkiefergelenkes beschrieben werden. Dieses Gelenk und die stärker suspensorielle Funktion des Praeoperculums sind vorn genauer funktionell interpretiert worden, und die Abweichungen des caudalen Nebengelenkes des Unterkiefers von den Befunden an *Gadus morrhua* (Petersen, 1914), die für Teleosteer paradigmatisch sind, sind ebenfalls vorn ausführlicher gekennzeichnet worden. Für *Merluccius* kann hierzu festgestellt werden, daß hei ihm das Unterkiefergelenk, aber auch dessen caudales Nebengelenk so beschaffen sind und funktionieren, wie es Petersen (1914) für *Gadus morrhua* beschrieben und analysiert hat. Lediglich die Drehung der Unterkieferäste um ihre Längsachse findet — unbeschadet der Vielachsigkeit dieses Gelenkes — bei *Merluccius* nicht statt, da die Unterkiefersymphyse senkrecht zur Unterkieferlängsachse steht, wie ja auch bei *Aphanopus*.

Für beide Fische ist nach dem Ernährungsverhalten eine k r ä f t i g e K i e f e r m u s k u l a t u r erwartet worden, und sie ist tatsächlich vorhanden. Die besondere Ausbildung des Nahrungserwerbsapparates von *Aphanopus* und vor allem die sehr enge Anbänderung der Oberkieferschnabeläste an dem hohen Processus coronoideus der Mandibel, die eine hinlänglich große Beweglichkeit des Oberkieferschnabels für die Entfaltung einer partiellen „funktionellen" Wange gewährleisten, haben es mit sich gebracht, daß eine funktionell bedeutsame Insertion des M. adductor mandibulae am „neuen" Oberkiefer entfallen konnte. Eine solche Insertion der oberflächlichen Schicht des M. adductor mandibulae ist ja eine Erwerbung erst der Teleosteer (Lubosch, 1938). Die vorn erwähnten, wenigen Sehnenfasern, die bei *Aphanopus* von der oberflächlichen Schicht des M. adductor mandibulae zum Ligamentum primordiale ziehen, stellen vielleicht Spuren jener bei Teleosteern häufigen Insertion dar. Bei *Merluccius* ist diese Insertion vorhanden, und zwar in Zusammenhang mit der Ausbildung des Maxillarapparates und der bei allen Gadiden auftretenden (Dietz, 1921) doppelten Differenzierung

des M. adductor mandibulae. Durch diese Insertion der Portion $A_1\alpha$ wird das Ligamentum primordiale bei Kieferschluß gestrammt, während die Portion $A_1\beta$ den Oberkieferapparat, der bei der Kieferaktivierung ventrad geglitten ist, anhebt.

Es ist hier noch bemerkenswert, daß bei beiden Fischen zwar nicht die gleiche, aber doch je eine Portion des M. adductor mandibulae nicht nur eingelenkig arbeitet, sondern zweigelenkig. Das scheint bei Teleosteern mit stärkerer Beanspruchung des Unterkiefers schon wegen der Vergrößerung des Muskels unter Ausdehnung seiner Ursprungsgebiete häufiger zu sein. Bei *Aphanopus* ist es die oberflächlichste Schicht des M. adductor mandibulae, die mit einer dünnen Lamelle dorsad auf das Schädeldach hinaufzieht, bei *Merluccius* und den übrigen Gadiden (Dietz, 1921; Lubosch, 1938) ist es die starke Portion A_3, die innen von und vor dem Craniohyomandibulargelenk am Frontale ventral entspringt. Einmal erlaubt diese Erweiterung des Ursprunges zusätzlich zur Erhöhung der Anzahl der Muskelfasern den am weitesten dorsal inserierenden Fasern der betreffenden Muskelportionen eine günstigere (steilere) Ansatzrichtung an der Mandibel gegenüber den Portionen, die vom Suspensorium allein entspringen. Zum anderen aber muß die Tatsache, daß diese Muskelportionen das Craniohyomandibulargelenk überbrücken, die bei aktivierten Kiefern ausgeschwenkten Suspensorien beeinflussen. Bei *Aphanopus* wäre die in Frage kommende Portion A_1 des M. adductor mandibulae wegen des Ursprungs von Fasern dorso-lateral vom Craniohyomandibulargelenk am Neurocranium funktionell auch ein Levator suspensorii. Bei *Merluccius* läge für die Portion A_3 des Kieferschließmuskels wegen des Ursprunges von Fasern innen vom Craniohyomandibulargelenk am Neurocranium eine Funktion auch als Adductor suspensorii vor.

Im Nahrungserwerbsapparat der beiden hier untersuchten pelagischen Raubfische spielen die Schlundknochen die Rolle einer „Pharyngealzange" (Kayser, 1962). Diese Zange ergreift die Beutetiere und rammt sie, wodurch der Schlund dann auch passiv gedehnt wird, in den Schlund hinein. Obwohl bei *Merluccius* die dorsalen Elemente der Pharyngealzange, also die oberen, bezahnten Schlundknochen, gegenüber *Aphanopus* stärker verbreitert sind, wurde kein grundlegender Unterschied zwischen den Zangen beider Fische gefunden. Beide besitzen die für die Längsverschiebung der oberen Schlundknochen sehr wesentlichen Mm. levatores arcuum branchialium und die Mm. retractores ossium pharyngealium und die wegen der Lateradbewegung und Divergenz der Elemente bedeutsamen Mm. transversi. Ventral kommen bei *Merluccius* die Mm. pharyngo-hyoidei hinzu, die bei den Gadiden als Längsmuskeln zwischen den unteren Schlundknochen und dem Urohyale verlaufen. Jedoch besitzt *Aphanopus* in den Mm. pharyngo-arcuales hier funktionell vergleichbare ventrale Längsmuskeln. Die Mm. pharyngo-claviculares externi und interni sind bei *Aphanopus* und gleichfalls bei *Merluccius* als Muskeln der ventralen Schlundknochen kräftig ausgebildet. Bei beiden Fischen ist zwar das erste Paar der oberen Schlundknochen von den enger miteinander verbundenen zweiten

und dritten Paaren getrennt, bildet jedoch mit ihnen eine Funktionseinheit, wie es typisch für pelagische Raubfische ist (ANDRIJASCHEW, 1945). Eine besondere Beweglichkeit des ersten Paares mit entsprechend differenzierter Muskulatur, wie sie ANDRIJASCHEW (1945) für *Belone* beschreibt und mit der bei ihr eingeschränkten Splanchnokinetik begründet, ist weder bei *Merluccius* noch bei dem schmalköpfigen *Aphanopus* vorhanden. Beide Fische zeigen ja auch — wie vorn schon und für *Aphanopus* entgegen einer ersten Erwartung deutlich wurde — die gegesteigerte Splanchnokinetik der Teleosteer.

Nach der Ausstattung der Kiemenbögen auf ganzer Länge mit Kiemenblättchen sind beide Fische als atmungsintensiv zu beurteilen, und das entspricht ja auch ihrer Lebensweise. Bei *Aphanopus* konnte für den Atmungsapparat eine Vermehrung der Fasern des M. dilatator operculi beschrieben werden, die bei den Teleosteern keineswegs die Regel ist und hier an die Bedingtheiten des Atmungsapparates von *Aphanopus* geknüpft ist. In diesem Apparat spielt — wie auch im Nahrungserwerbsapparat — bei stärkeren Bewegungen der Glossohyalmechanismus des *Aphanopus* eine Rolle, der vorn für Teleosteer erstmals beschrieben worden ist. Dieser Glossohyalmechanismus wurde hier als Adaptation an die Schmalheit des Kopfes innerhalb der geschilderten funktionellen Bedingungen verstanden und dürfte sich danach wohl nur bei Formen ähnlicher Bedingungen und Bedingtheiten finden. *Merluccius* besitzt keinen Glossohyalmechanismus entsprechend vorstehender Formulierung. Doch sind bei *Merluccius* alle Atmungsmuskeln, insbesondere die Mm. extensores und flexores der Branchiostegalmembran so gut ausgebildet, daß die stärkere Beteiligung der Branchiostegalmembran schon an der Ruheatmung, wie sie bei den Gadiden zu beobachten ist, auch hierin ihren Ausdruck findet.

Die Funktionsanalyse der Viscerocranien von *Aphanopus* und *Merluccius*, insbesondere die Analyse der Nahrungserwerbsapparate, hat auch die Frage nach der Integration des „alten" Oberkiefers in diesen Apparaten aufgeworfen. Auf diese Frage soll hier nun — unter Ausblicken auf *Esox, Sphyraena* und *Lucioperca* — noch eingegangen werden.

Sowohl *Aphanopus* wie auch *Merluccius* zeigen bei relativ langen Palatina eine disartete Verbindung des Palatinums mit dem Ethmo-Vomer-Block, deren caudale, die Articulatio ethmo-palatina, bei *Aphanopus* strenger durchgebildet und vorn analysiert worden ist. Diese Articulatio aber kann, sofern sie durch die Splanchnokinetik nicht luxuriert wird — bei *Aphanopus* und *Merluccius* geschieht das bei stärkerer Ausschwenkung der Suspensorien aber — das Palatinum gegen Druck dorsad am Neurocranium abstützen. Das ist augenscheinlich der Fall bei Formen wie *Sphyraena* und *Lucioperca*, die stark bezahnte Palatina

besitzen, und sie sogar für Zerkleinerungsbisse — insbesondere *Sphyraena* tut das (Berrill, 1957) — benutzen.

Auch *Esox* besitzt eine Articulatio ethmo-palatina (Kampf, 1961; Hofer, 1945), die aus einem dem Palatinum aufgelagerten, kräftigen Knorpelwulst und aus einem Lig. lateroethmoidale palatinale besteht. Die Gegenfläche des Knorpelwulstes ist wieder wie bei allen Formen die Unterseite des praeorbitalen Lateralethmoidflügels. Die Articulatio ethmo-palatina liegt bei *Esox* anders als bei *Aphanopus* und *Merluccius* etwa auf der Verbindungslinie zwischen der Articulatio rostro-palatina und dem Craniohyomandibulargelenk. Zudem ist das Palatinum an dieser Stelle gegen die Hauptebene des Suspensoriums eingewinkelt, so daß die Schwenkbewegung laterad in der Articulatio ethmo-palatina, die infolge der Ausschwenkung der Suspensorien auftritt (Petersen, 1914), auffällig gering bleibt. Sie betrug bei einem ca. 20 cm langen Hechtkopf nur etwa 4 mm auf jeder Seite. Diese geringe Beweglichkeit aber ist für *Esox* konstruktiv gesichert und bedeutsam, weil er ja die Beißkieferfunktion auf den „alten" Oberkiefer, in der von Kampf (1961) untersuchten Weise, zurückgenommen hat. Der Rostradschub, der durch die Ausschwenkung der Suspensorien auf das Palatinum ausgeübt wird (Petersen, 1914), wird bei *Esox* dadurch fast aufgehoben, daß die Achsen des vorderen und des hinteren Craniosuspensorialgelenkes auf einer Linie liegen (Kampf, 1961). Der mäßigen Drehbewegung des Palatinums, die in diesen Bewegungsabläufen zur Aktivierung des Viscerocraniums ja ebenfalls impliziert ist (Petersen, 1914), wird bei *Esox* dadurch Rechnung getragen, daß die Palatina vielreihig bezahnt und niedrig sind, bei relativer Kürze der gekrümmten Zähne.

Bei *Sphyraena* liegt die Articulatio ethmo-palatina wie bei *Aphanopus, Merluccius* und *Esox* am caudalen Ende des verlängerten Palatinums. Neben dem „alten" Oberkiefer ist auch der „neue" Oberkiefer, aber schwächer, bezahnt, abgesehen von den starken Fangzähnen der Praemaxillaria, deren Wirkung ähnlich wie bei *Aphanopus* durch schnabelartige Vereinigung der Vorderenden der Praemaxillaria gesichert ist. Gerade aber für *Sphyraena* darf wegen der starken Beißleistung des „alten" Oberkiefers und wegen der Länge der Palatinzähne nur eine geringe Kinetik in der Articulatio ethmo-palatina vorliegen, soll ihre Funktion als Druckabstützung des Palatinums nicht beeinträchtigt werden. Und in der Tat ist bei *Sphyraena* durch beträchtliche Erhöhung des Palatinums in der Vertikalen und durch seine Einwinkelung gegen die Hauptebene des Suspensoriums erreicht, daß bei immerhin nicht unbeträchtlicher Ausschwenkung der Kieferstiele die Bewegung laterad in der Articulatio ethmo-palatina gering bleibt. Der Schub rostrad, den das Palatinum der Teleosteer bei der Ausschwenkung der Suspensorien ja regelhaft erfährt, wird wohl bei *Sphyraena* — ähnlich wie bei *Esox*

(Kampf, 1961) — dadurch weitgehend ausgeschaltet, daß die Achsen des rostralen und des caudalen Craniosuspensorialgelenkes auf einer Linie liegen, die rostrad zur Medianebene konvergiert. Eine geringe Drehung des Palatinums erfolgt aber auch bei *Sphyraena* bei der Ausschwenkung der Suspensorien. Jedoch ist diese Drehung im Funktionsganzen so integriert, daß durch sie erst die großen Palatinzähne, die in einer Reihe stehen und in der Ruhestellung leicht mediad gerichtet sind, in die effektivere Stellung senkrecht gebracht werden. Die Erhöhung des Palatinums in der Vertikalen ist so erheblich, daß es hier ganz augenfällig ist, wie dadurch die Articulatio ethmo-palatina auf die Verbindungslinie der Articulatio rostro-palatina und des Craniohyomandibulargelenkes gebracht wird. Das aber ist eine der Voraussetzungen dafür, daß die Lateradbewegung des Palatinums in der Articulatio ethmo-palatina während der Ausschwenkung der Suspensorien gering bleiben kann.

Lucioperca löst dieses Problem — sie benutzt zwar den „alten" Oberkiefer nur selten für einen Zerkleinerungsbiß (Hofer, 1945), aber für einen Biß auf größere Beutetiere immer, wofür sie einreihig gestellte, relativ große Palatinzähne besitzt — hauptsächlich dadurch, daß sie die Articulatio ethmo-palatina näher an die Articulatio rostro-palatina heranlegt. Die Articulatio ethmo-palatina liegt nämlich bei ihr nicht am Caudalende des Palatinums, sondern etwa am Ende von dessen rostralen Drittel. Und in Zusammenhang damit sind die Zähne auf der rostralen Hälfte des Palatinums wesentlich größer als die auf der caudalen, und das gesamte Palatinum ist in sich sehr strebefest.

Die genauere Analyse dieser Verhältnisse bei *Lucioperca* und *Sphyraena,* sowie die Feststellung des Ausmaßes der Splanchnokinetik bei diesen Formen, muß anderen Arbeiten überlassen bleiben.

Die Rolle der Articulatio ethmo-palatina ist hier etwas eingehender behandelt worden, weil mit der Steigerung der Splanchnokinetik in transversaler Richtung ja nicht nur die Beißeignung des „neuen" Oberkiefers beeinträchtigt worden ist, sondern auch in geringerem Maße die des „alten" Oberkiefers. Eine stärkere Beißkieferfunktion wird nun bei den Teleosteern öfter auf den „alten" Oberkiefer zurückgenommen. Doch ist eine solche Lösung des Beißkieferproblems bei Teleosteern nach obigem nicht ganz unproblematisch. Diese Problematik aber sollte hier hervorgehoben werden, weil sie in der Literatur wohl bisher noch nicht betont worden ist.

10. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Es wurden vor allem die Nahrungserwerbsapparate der Raubfische *Aphanopus carbo* und *Merluccius merluccius* konstruktionsfunktionell untersucht, insbesondere die Funktion des „neuen" Oberkiefers darin und innerhalb der hier für Teleosteer geltenden Problematik.

2. *Aphanopus carbo* hat in sehr spezialisierter Weise ein neurocraniales Widerlager für den „neuen" Oberkiefer ausgebildet.

3. Dieses Widerlager erlaubt dem zu einem Oberkieferschnabel verfestigten „neuen" Oberkiefer die „biologische Rolle" eines dorsalen Zangenarmes in einer Kiefergreifzange.

4. Dennoch hat *Aphanopus* die Steigerung der Splanchnokinetik, die die Phylogenese der Teleosteer begleitet (Hofer, 1945; Günther, 1953), beibehalten.

5. Auf dieser Grundlage ist es bei *Aphanopus* durch Vergrößerung der maxillaren Hautfalte zur Ausbildung einer partiellen „funktionellen" Wange gekommen. Diese Entwicklung erfolgte bei *Aphanopus* unter Vorverlegung der Mundhöhlen- und Kieferfunktion mittels Schnauzenbildung, verknüpft mit der beträchtlichen Größe des Articulares und der Kinetik des Oberkieferschnabels bei der Aktivierung des Nahrungserwerbsapparates.

6. Die Verknüpfung der Kiefergreifzange des *Aphanopus* mit einer partiellen „funktionellen" Wange findet ihren Niederschlag in einem nur mäßig gesteigerten Brockengrößenanspruch.

7. Das gewaltige und hoch spezialisierte Gebiß wird nicht zur Zerkleinerung von Beutebrocken verwendet, sondern nur als Fanggebiß.

8. Die Articulatio ethmo-palatina, deren Ausprägung sehr deutlich ist, unterliegt bei maximaler Aktivierung des Nahrungserwerbsapparates weitgehend einer Luxurierung und funktioniert dann nicht als Druckabstützung für den „alten" Oberkiefer.

9. In Zusammenhang mit dem Ausscheiden des Symplecticums aus dem Kieferstiel besitzt das Praeoperculum bei *Aphanopus* eine stärker suspensorielle Funktion als bei den meisten Teleosteern. Das Symplecticum aber ist hier als verfestigendes Element in die Palatin-Pterygoid-Quadratspange übergegangen, indem es nicht nur wie üblich dem Quadratum, sondern auch dem Metapterygoid von medial eingelegt ist.

10. *Aphanopus* besitzt caudal vom Unterkiefergelenk ein Nebengelenk, das strukturell und funktionell anders ist als jenes, das Petersen (1914) für *Gadus morrhua* beschrieben hat und das bei den Teleosteern öfter ausgebildet ist.

11. *Aphanopus* hat mit dem „Glossohyalmechanismus" eine Einrichtung zur Erweiterung des branchiostegalen Teiles der lateralen Kiemenhöhle ausgebildet, der so bei stärkeren Atmungsbewegungen und bei der Aktivierung des Nahrungserwerbsapparates den Saughub des Viscerocraniums verstärkt.

12. Die ungewöhnliche Vergrößerung des M. dilatator operculi wird, in Zusammenhang mit der Reduktion der Fasern des M. hyohyoideus dorsalis zwischen den Branchiostegalstrahlen und mit der Ausdehnung des opercularen Teiles der Klappe der lateralen Kiemenhöhle bis zur ventralen Kopfseitenkante, verstanden als Anzeichen für eine fast ausschließliche Beteiligung dieses Klappenteiles an der Ruheatmung gegenüber dem branchiostegalen Teil der Klappe.

13. *Merluccius* besitzt ein tiefgespaltenes Raubmaul und dennoch einen Maxillarapparat mit einer „funktionellen" Wange, die aber infolge der relativ geringen Protrusibilität der Praemaxillaria den Kieferwinkel — gemeint ist der „sekundäre" Kieferwinkel zwischen dem Praemaxillare und dem Maxillare einerseits und dem Mandibulare andererseits — nur teilweise verschließt.

14. Die Protrusibilität der Praemaxillaria des *Merluccius*, denen ein verlängerter Processus ascendens fehlt, ist an die Ausbildung einer Articulatio

rostro-cranialis zwischen dem Rostralknorpel und dem Neurocranium geknüpft.

15. Der „neue" Oberkiefer wirkt nur in einem umgreifenden Fangbiß festhaltend, während der Zubiß auf die Beute dorsal in der Kiefergreifzange dem verbreiterten und bezahnten Vomer obliegt. Dabei wird das spezialisierte Fanggebiß des *Merluccius* entsprechend seiner Spezialisation gebraucht.

16. Die Kieferzange des *Merluccius* wird — wie bei *Aphanopus* und häufig bei pelagischen Raubfischen — von den Schlundknochen nach Art einer Pharyngealzange unterstützt.

17. Die obere Grenze des beträchtlichen Brockengrößenanspruches des *Merluccius* wurde gekennzeichnet. Danach kann er Beutetiere noch von etwa der Hälfte seiner Körperlänge verschlingen.

18. Der Kieferstiel ist bei *Merluccius* in normaler Weise aus dem Hyomandibulare, dem Symplecticum und dem Praeoperculum zusammengesetzt.

19. Ein Glossohyalmechanismus ist bei *Merluccius* nicht ausgebildet; dieser erscheint ja auch als an die Bedingungen und Bedingtheiten des Viscerocranialapparates des *Aphanopus* oder jedenfalls an ähnliche gebunden.

20. Im Atmungsapparat besteht schon bei normaler Atmung (Ruheatmung) eine stärkere Beteiligung des branchiostegalen Klappenteiles als bei vielen anderen Teleosteern. Die entsprechende Muskulatur ist dafür differenziert ausgebildet.

21. Abschließend wurde darauf hingewiesen, daß bei den Teleosteern, infolge der Steigerung der Splanchnokinetik in transversaler Richtung, auch die Funktion des „alten" Oberkiefers als Beißkiefer problematisch ist, wenn auch nicht in so starkem Grade wie für den „neuen" Oberkiefer.

11. Literaturverzeichnis

Allis, E. P.: The Skull, and the Cranial and first Spinal Muscles and Nerves in *Scomber scomber*. — J. Morphol. *18*, 45 - 297 (1903).

Andrijaschew, A. P.: Über die Arbeit des Schlundknochenapparates bei einigen pelagischen Raubfischen (in russischer Sprache). — Priroda *2*, 68 - 70 (1945).

Barnard, K. H.: (Zur Selbständigkeit der Art *Merluccius capensis*). — Ann. S. Afr. Mus. *21*, 320 - 321 (1925).

Belloc, G.: Etude monographique du merlu. — Rev. Trav. Off. Pêches *8*, 145 - 202 (1935).

Berg, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. 310 S. Berlin (1958).

Berrill, N. J.: Atlantische Wunderwelt. 204 S. Frankfurt am Main (1957).

Berry, F. H.: Aspects of the Development of the Upper Jaw Bones in Teleosts. — Copeia, 375 - 384 (1964).

Bertin, L.: Denticules cutanés et dents. In: Traité de Zoologie, herausgeb. von P.-P. Grassé, XIII, *1*, 505 - 529 (1958).

— Cavité Bucco-Pharyngienne. Ibidem, XIII, 2, 1249 - 1267 (1958).

— und Arambourg, C.: Ordre des Gadiformes. Ibidem, XIII, *3*, 2366 - 2370 (1958).

— Sous-ordre des Trichiuroidei. Ibidem, XIII, *3*, 2437 - 2439 (1958).

Bock, W. C. und Wahlert, G. von: Adaptation and the Form-Function Complex. — Evolution *19*, 269 - 299 (1965).

Böker, H.: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. 2. Bd., 258 S. (45 - 59, 133 - 153), Jena (1937).

Breder, C. M.: On the feedings behavior of the fishes with terminal mouth. — Copeia, 89 - 91 (1925).

Brooks, H. St. J.: The Osteology and Arthrology of the Haddock (*Gadus aeglefinus*). — Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S. *4*, 166 - 196 (1885).

Bütschli, O.: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Bd., 923 S. (238, 251, 330, 333), Berlin (1921).

Dietz, P. A.: Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. — Mitt. d. Zool. Stat. Neapel *22*, 99 - 162 (1914).

— Über die systematische Stellung der Gadidae. Zugleich Nr. 2 der „Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Teleostier". Ibidem *22*, 433 - 457 (1921).

Dobben, W. H. van: Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. — Arch. Néerl. Zool. *2*, 1 - 72 (1937).

Eaton, Th. H.: Evolution of the Upper Jaw Mechanism in Teleost Fishes. - J. Morphol. *58*, 157 - 169 (1935).

Ehrenbaum, E.: *Merluccius vulgaris*. In: Handb. d. Seefischerei Nordeuropas, herausg. von H. Lübbert, E. Ehrenbaum und A. Willer, *II*, 118 - 121 (1936).

Flüchter, J.: Funktionell-morphologische Untersuchungen über die Kieferapparate einiger Plattfische. — Zool. Beitr. (N. F.) *8*, 23 - 94 (1963).

Gaupp, E.: Allgemeine Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes. In: Handb. d. vergl. u. exper. Entw.lehre d. Wirbeltiere, herausgeg. von O. Hertwig, 3. Bd., 2. Teil, 573 - 627 (1906).

Goodrich, E. St.: Vertebrata Craniata. In: A Treatise on Zoology, herausgeg. von R. Lankaster, IX, *1*, 1 - 518 (1909).

— Dermal Bones in the Head of Osteichthyes. In: Studies on the Structure and Development of Vertebrates, 283 - 308 (1930, unveränderte Neuauflage 1958).

Graber, V.: Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Wirbeltiere. 1. Bd., 226 S. (79 - 87), Leipzig (1886).

Gregory, W. K.: Fish-skulls, a Study of the Evolution of Natural Mechanisms. — Trans. Amer. Philos. Soc. *33*, 75 - 481 (1933).

Greenwood, P. H. et alii: Phyletic Studies of Teleostean Fishes, with a Provisional Classification of Living Forms. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 131, *4*, 341 - 455 (1966).

Günther, A.: Catalogue of the Fishes in the British Museum, *2*, 342 - 344; *4*, 344 - 346 (1860, 1862).

Günther, K.: Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. In: „Moderne Biologie", Festschrift f. H. Nachtsheim, 55 - 93. Berlin (1950).

— Das Wangenproblem und das Problem des Wirkungswinkels der Mundöffnung in der funktionellen Genese des Visceralcraniums der Teleostier. Zool. Anz. *151*, 157 - 166 (1953).

— Über Kieferfunktionen bei Knochenfischen mit Hinweisen auf die Sardelle (*Engraulis enchrasicholus*) und ihre Regulationseinrichtung für die Strö-

mung arteriellen Blutes. — Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin (N. F.) *2*, 135 - 149 (1962).

Günther, K., und Deckert, K.: Wunderwelt der Tiefsee. 240 S. (204), Berlin (1950).

— Morphologisch-anatomische und vergleichend ökologische Untersuchungen über die Leistungen des Visceralapparates bei Tiefseefischen der Gattung *Cyclothone* (Teleostei, Isospondyli). — Z. Morph. Ökol. Tiere *42*, 1 - 66 (1953).

— Zweiter Versuch einer morphologisch-anatomischen Funktionsanalyse des Nahrungserwerbs- und Atmungsapparates von Tiefseefischen. — Zool. Beitr. (N. F.) *1*, 241 - 365 (1955).

— Morphologie und Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Tiefseefischen der Gattungen *Malacosteus* und *Photostomias* (Teleostei, Isospondyli, Stomiatoidea, Malacosteidae). — Dana Rept. *49*, 1 - 54 (1959).

— Neue Untersuchungen über die funktionellen Auswirkungen der caudalventralen Verlängerung des Kieferstieles bei Knochenfischen. IV. Das Viscerocranium von *Harpodon nehereus* Ham. Buch. (Iniomi, Harpodontidae). — Zool. Beitr. (N. F.) *5*, 241 - 280 (1960).

Hagmeier, A. und Künne, Cl.: Die Nahrung der Meerestiere. I. Einleitung. In: Handb. d. Seefischerei Nordeuropas, herausgeg. von H. Lübbert, E. Ehrenbaum und A. Willer, *I*, 5a, 1 - 9 (1950, 1951).

— Die wirbellosen Bodentiere und die Fische als Fischnahrung. In: Handb. d. Seefischerei Nordeuropas, herausgeg. von H. Lübbert, E. Ehrenbaum und A. Willer, *I*, 5b, 228 - 239 (1950, 1951).

Harder, W.: Anatomie der Fische. In: Handb. d. Binnenfischerei Mitteleuropas, herausgeg. von R. Demoll, H. N. Maier und H. H. Wundsch, IIA, Textteil, 308 S., Abbildungsteil, 96 S., Stuttgart (1964).

Harrison, C. M. H.: On methods for sampling mesopelagic fishes. — Symp. zool. Soc. London *19*, 71 - 126 (1967).

Hickling, C. F.: The Hake and the Hake fishery. 142 S., London (1934).

Hofer, H.: Bau und Mechanik des Schädels von *Zeus pungio*. — Zool. Jb. (Anat) *64*, 483 - 510 (1938).

— Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei den Knochenfischen. — Zool. Jb. (Anat) *69*, 321 - 404 (1945).

Holl, A. und Meinel, W.: Das Geruchsorgan des Tiefseefisches *Aphanopus carbo* (Percomorphi, Trichiuridae). — Helgoländer wiss. Meeresunters. *18*, 404 - 423 (1968).

Holmquist, O.: Der Musculus protractor hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen. — Lunds Univ. Arsskr. N. F. *6*, 1 - 27 (1910).

— Studien in der von den NN. Trigeminus und Facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. — Lunds Univ. Arsskr. N. F. *7*, 1 - 85 (1911).

Jourdain, S.: Des Muscles de L'Appareil Maxillo-Mandibulaire de quelques Poissons Osseux. — Rev. Sci. Nat. VII, *1*, 36 - 41 (1878).

Kampf, W. D.: Vergleichende funktionsmorphologische Untersuchungen an den Viscerocranien einiger räuberisch lebender Knochenfische. — Zool. Beitr. (N. F.) *6*, 391 - 496 (1961).

Karrer, Ch.: Funktionell-anatomische und vergleichende Untersuchung des Schädels vom Hechtkärpfling, *Belonesox belizanus* Kner (Teleostei, Cyprinodontiformes, Poeciliidae). — Zool. Jb. (Anat) *84*, 191 - 248 (1967).

Kayser, H.: Vergleichende Untersuchung über Vorstreckmechanismen der Oberkiefer bei Fischen. Der Bau und die Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Knochenfischen der Gattungen *Ammodytes* und *Callionymus*. — Zool. Beitr. (N. F.) *7*, 321 - 445 (1962).

Kirchhoff, H.: Funktionell-anatomische Untersuchungen des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. — Zool. Jb. (Anat) *76*, 462 - 540 (1958).

Kuhn, O.: Die vorzeitlichen Fischartigen und Fische. 127 S. Wittenberg (1967).

Le Danois, Y.: Musculature de la Tête. In: Traité de Zoologie, herausgeg. von P.-P. Grassé, XIII, *1*, 799 - 803 (1958).

Lubosch, W.: Vergleichende Anatomie der Kaumuskeln der Wirbeltiere in fünf Teilen. II. Die Kaumuskeln der Knochenfische, Ligamentum maxillo-mandibulare. — Jen. Z. Naturw. *54*, 277 - 332 (1916).

— Vergleichende Anatomie der Kaumuskeln der Wirbeltiere in fünf Teilen. II. Die Kaumuskeln der Teleosteer. — Morph. Jb. *61*, 49 - 220 (49 - 70, 89) (1929).

— Muskeln des Kopfes: Viscerale Muskulatur. B. Teleostier. In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, herausgeg. von L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch, *V*, 1011 - 1024 (1938).

Marinelli, W.: Kranium und Visceralskelett: „Allgemeine Probleme". In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, herausgeg. von L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch, *IV*, 207 - 231 (1936).

Matsubara, K. und Iwai, T.: Studies on Some Japanese Fishes of the Family Gempylidae. — Pacific Science VI, *3*, 193 - 212 (1952).

— Anatomy and Relationships of the Japanese Fishes of the Family Gempylidae. — Memoirs of the College of Agriculture. Kyoto Univ., Fisheries Series Spezial Number, Juni, 23 - 54 (1958).

Matthes, E.: Bau und Funktion der Lippensäume wasserlebender Urodelen. — Z. Morph. Ökol. Tiere *28*, 155 - 169 (1934).

Maul, G. E.: Rediscovery of the Trichiurid fish *Benthodesmus simonyi* (Steindachner) of Madeira. — Proc. zool. Soc. Lond. *123*, 167 - 170 (1953).

— (Mitteilungen über *Aphanopus carbo*). — Proc. zool. Soc. Lond. 123, 901 - 903 (1953).

— On Observations made during Dive XIII in the Madeira Area from the Bathyscaphe „Archimede". (1966, noch unveröffentlicht).

Müller, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie. 1. Bd., 387 S. (286 - 290), Jena (1963).

Nikolski, G. W.: Spezielle Fischkunde. 632 S. Berlin (1957).

Petersen, H.: Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierkörpers I. Das Kiefergelenk des Kabeljau, *Gadus morrhua*. — Roux Arch. *39*, 51 - 111 (1914).

Peyer, B.: Comparative Odontology. 347 S. (80 - 89), New York (1968).

Portmann, A.: Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. 344 S. (90 - 116), Basel/Stuttgart (1965).

Rattrey, J. M.: Observations on the Food-Cycle of the South African Stockfish, *Merluccius* capensis Cast. of the West Coast of South Africa; with a

Note on the Food of the King-Klip *Genypterus capensis* (Smith). — Ann. S. Afr. Mus. *36*, 315 - 331 (1942/47).

Rauther, M.: Echte Fische. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches 6, 1, 2, 1 1050 S. (1927 - 1940).

Romer, A. S.: Vertebrate Paleontology. 687 S. (12 - 14, 75 - 113), Chicago und London (1964).

Schaeffer, B. und Rosen, D. E.: Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism. — Am. Zoologist, *1*, 187 - 204 (1961).

Schnakenbeck, W.: Kiefer-, Mund- und Rachenzähne. In: Handb. d. Zool., herausgeg. von J. G. Helmcke und H. von Lengerken, VI, *1*, 642-653 (1955).

Souché, G.: Morphologie comparative des Muscles élévateurs de la Mandibule chez les Poissons. — Mém. Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux (7), *3*, 293 S. (219 - 222) (1932).

Starks, E. Ch.: The osteological characters of the Scombroid Fishes of the families Gempylidae, Lepidopidae and Trichiuridae. — Stanford Univ. Publ. *5*, 17 - 26 (1911).

Tchernavin, V. V.: On the Mechanical Working of the Head in Bony Fishes. — Proc. Zool. Soc. London *118*, 129 - 143 (1948).

— The Feeding Mechanisms of a Deep Sea Fish (*Chauliodus sloani* Schneider), 101 S., (London BMNH) (1953).

Templeman, W. und Squires, H. J.: Three records of the Black Scabbard Fish, *Aphanopus carbo* Lowe, from the Canadian region of the Western Atlantic. — J. Fish. Res. Bd. Can. *20*, 273 - 278 (1963).

Thiele, H.: Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Funktion der Nahrungserwerbsapparate von *Anarrhichas lupus* L. und einigen Blenniidae (Teleostei, Blennioidei). Zool. Beitr. (N. F.) *9*, 275 - 440 (1963).

Tomes, C. S.: On Differences in the Histological Structure of Teeth occuring within a Single Family — the Gadidae. — Quart. J. microsc. Sci. *41*, 459 - 469 (1899).

Tucker, D. W.: (Kurze Mitteilung über Nahrung des *Aphanopus carbo*). — Nature *164*, 930 (1949).

— The Fishes of the Genus *Benthodesmus* (Family Trichiuridae). — Proc. zool. Soc. Lond. *123*, 171 - 197 (1953).

— Studies on the Trichiuroid Fishes-3. A Preliminary Revision of the Family Trichiuridae. — Bull. Brit. Mus. (Natural History) *4*, 73 - 130 (1956).

Vetter, B.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. II. Teil. C. Knochenfische. — Jen. Z. Naturw. *12*, 489 - 550 (1878).

Weed, A. C.: Feeding the Muskalonge. — Copeia, 69 - 70 (1925).

Wheeler, A.: The fishes of the British Isles and North West Europe. 613 S. (281 - 282, 386 - 389), London (1969).

Woskoboinikoff, M. M.: Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. Ein Versuch der Synthese in der Morphologie. — Zool. Jb. (Anat) *55*, 315 - 488 (1932).

Abkürzungsverzeichnis

Sigel	Erläuterungen	Abbildungen
AEb	Apophyse der Epibranchialia 3/4	12, 29b, 30
Aep	Articulatio ethmo-palatina	13, 16
Al	Alisphenoid	3, 20
Ang	Angulare	17b, d, f
ApInmand	Aponeurose der intramandibulären Portion des M. adductor mandibulae	8
Arp	Articulatio rostro-palatina bzw. ihre craniale Gelenkfläche	4, 13, 16, 19, 20, 22
Art	Articulare	16, 17b - d
Arth	Articularhaken	17b, c
artproc	Gelenkfortsatz des Praemaxillare	22, 24a - c, 26, 27
Bb1 - „4"	Basibranchialia 1 bis „4"	9, 14, 31, 32
Bo	Basioccipitale	3, 20
Brsp	Branchiospinen	31
Bs	Basisphenoid	3, 5, 13
Bstm	Branchiostegalmembran	5, 8, 9
bZ	bewegliche Zähne	24c, 27, 28
Cb1 - 5	Ceratobranchialia 1 bis 5	9, 14, 31, 32
Ch	Ceratohyale	8, 9, 16, 28, 31 - 33
Chcr	Chondrocranium	3
Cl	Cleithrum	9, 14, 16
Dent	Dentale	16
Dsph	Dermosphenoticum	4, 5, 16
Eb1 - 4	Epibranchialia 1 bis 4	11, 12, 15, 29a, b, 30
Ecpt	Ectopterygoid	7, 8, 13, 16, 17a, c, d, 28
EI	Epihyal-Interhyal-Gelenkpfanne	9
Enpt	Entopterygoid	7, 8, 13, 16, 28
Eo	Exoccipitale	2, 3, 19, 20
Eph	Epihyale	8, 9, 16, 28, 31, 32
Epo	Epioticum	2, 19, 20
Esc	Extrascapulare	2, 4, 5, 16
Exmand	Extramandibulärer Teil des M. adductor mandibulae	4
Fr	Frontale	2, 3, 13, 19 - 22, 33
fZ	feststehende Zähne	24c, 27, 28
GAep	Gelenkstempel der Articulatio ethmo-palatina	3
GArp	Gelenkfläche der Articulatio rostro-palatina	28
Gf	Gelenkfläche des rostralen Maxillarprocessus	25a, c, d
Gh	Glossohyale	9, 10, 16
GHm	dorsale Gelenkköpfe des Hyomandibulares	7
GLa	Gelenkpfanne am Lateralethmoid für das Lacrimale	20, 21
Gpf	Gelenkpfannen des Cranio-Hyomandibulargelenkes	3, 20

Sigel	Erläuterungen	Abbildungen
Gr	Grube auf der Medialseite des Maxillare zur ligamentösen Befestigung jenes Knorpels, der dem Maxillare caudal aufsitzt	25b, 27
GVo	Gelenkfacette des Vomers für den Maxillarcondylus	3, 20
Hb1 - 3	Hypobranchialia 1 bis 3	9, 14, 31, 32
HDMK	Haut des Daches der Mundkiemenhöhle	15
Hh	Hypohyale	8 - 10, 16, 28, 31 - 33
Hm	Hyomandibulare	7, 8, 16, 28
Ih	Interhyale	8, 16, 28, 31 - 33
Inmand	Intramandibulärer Teil des M. adductor mandibulae	4
Iop	Interoperculum	5, 8, 13, 16, 17c, d, 28, 33
Iorb2	Infraorbitale bzw. Suborbitale 2	5, 21
Iorb3 - 5	Infraorbitalia bzw. Suborbitalia 3 - 5	21
Ios	Interorbitalseptum	3, 5, 13, 20
K1	Kontur der Knorpenunterlagerung der dorsalen Kopfhaut, die dem hochgebogenen Medialrand des Nasale von lateral anliegt	23
K2	Kontur der Knorpelunterlagerung der dorsalen Kopfhaut, die dem hochgebogenen Medialrand des Nasale von medial anliegt	23
K3	Konturen der Knorpelunterlagerung der dorsalen Kopfhaut, die zwischen den Frontalkämmen liegen	23
Ki	Caudale Grenze der Kiemenblättchen	16
KnPop	Knorpelfläche auf der Medialseite des Praeoperculums als „Gleitgelenkfläche"	8, 17a, d
knPrtubOK	Knorplige Protuberanz des Oberkiefers	4, 6a, b, 16
knPrtubUK	Knorplige Protuberanz des Unterkiefers	4, 16
Kst	Knorpelstreben, die ein Einsinken der dorsalen Kopfhaut in den eingetieften Raum zwischen den Frontalkämmen behindern	23
KV	Kiemendeckelvelum	28, 33
La	Lacrimale	4, 5, 21
Le	Lateralethmoid	3, 5, 13, 16, 19 - 21
Lef	Lateralethmoidflügel	2, 3, 19, 33
Lig	Ligament der beweglichen Zähne	24c
lKn	Ligamentartiger Knorpelstrang	12, 15
MDors	Muskulatur der Dorsale	4, 5, 16, 21
MEpax	Epaxonische Rumpfmuskulatur	4, 5, 16, 21, 33
Mes	Mesethmoid	2 - 4, 13, 16, 19 - 22, 33
Mesl	Lateralfortsatz des Mesethmoids	2
MHypax	Hypaxonische Rumpfmuskulatur	9, 14, 16
Mnd	Mandibel	13, 21, 28, 33
MPect	Muskulatur der Pectorale	16

Sigel	Erläuterungen	Abbildungen
Mpt	Metapterygoid	7, 8, 16, 28
Mx	Maxillare	4, 5, 6a, b, 8, 13, 16, 22, 25a - d, 26, 27, 33
Mxco	Maxillarcondylus	6a, b, 25a - d
Mxk	Maxillarkamm	6a
Nas	Nasale	2 - 5, 13, 16, 21, 22, 33
Ni1 - 3	Drei Gelenknischen in der Vorderfläche der Unterkiefergelenkpfanne	17b
Ol	Häutige Oberlippe	21
Op	Operculum	4, 5, 8, 13, 16, 21, 28, 33
Opo	Opisthoticum	2, 3, 20
Pal	Palatinum	2, 4, 7, 8, 13, 16, 28
Par	Parietale	2, 19, 20
Pb1	Pharyngobranchiale 1	11, 12, 15
Pb2 - 4	Pharyngobranchialia 2 bis 4	11, 12, 29a, b
Pcl	Postcleithrum	16
Pect	Pectorale	4, 9, 13, 14, 16, 33
PfAep	Gelenkpfanne der Articulatio ethmo-palatina	7
PfArp	Ort der Gelenkpfanne der Articulatio rostro-palatina auf der Medialseite des Palatinums	7
Pmx	Praemaxillare	4, 5, 6a, b, 8, 13, 16, 22, 24a - c, 26, 27, 33
Pop	Praeoperculum	4, 5, 7, 8, 13, 16, 17a, c, d, 21, 28, 33
postmax proc	Postmaxillarfortsatz des Praemaxillare	24a, c, 26, 27
Pro	Prooticum	3, 20
Procasc	Processus ascendens des Praemaxillare	6b, 21, 22, 24a, c, 26
Proccor	Processus coronoideus der Mandibel	13, 16,
Procmxpal	Processus maxillaris des Palatinums	7, 13, 16, 22, 28, 33
Procop	Processus opercularis des Hyomandi-bulare	7
Proc spin1 - 3	Processus spinosi 1 bis 3	20
Ps	Parasphenoid	3, 5, 13, 20
Pto	Pteroticum	2 - 5, 13, 16, 19 - 21, 33
Ptp	Posttemporale	2, 4, 5, 13, 16, 21, 33
Qua	Quadratum	5, 7, 8, 13, 16, 17a, c, d, 28
Quaco	Quadratumcondylus des Unterkiefergelenkes	17a
R	Rostralknorpel	8, 19, 21, 22, 26
Rbr	Radii branchiostegi	8, 16, 28, 33
Ri1	Knöcherne Rippe des dritten Wirbels	20
Ri2	Knöcherne Rippe des vierten Wirbels	20

Sigel	Erläuterungen	Abbildungen
rMxproc	Rostraler Maxillarprocessus	25a - d
RT	Eintrittsstelle des Ramus maxillaris inferior Trigemini in den M. aductor mandibulae	13
rvProc	rostro-ventraler Fortsatz des Hyomandibulares	8
S	Rumpfseitenlinie	4, 13
Sch	Dorsale Kopfhaut	23
SchR	Dorsale Kopfhaut über dem Rostralknorpel	23
Skn	Seitenlinienkanalknöchelchen	21
Smx	Supramaxillare	6a, b, 13, 16
So	Supraoccipitale	2, 3, 19 - 21
Sop	Suboperculum	5, 8, 13, 16, 21, 33
Sph	Sphenoticum	2, 3, 19 - 21
Sy	Symplecticum	7, 8, 16, 28
SymphflP	Symphysenfläche des Praemaxillare	6b
SymphflU	Symphysenfläche des Unterkiefers	8, 28
Uh	Urohyale	14
Ul	Häutige Unterlippe	33
V	Ventrale	33
Ve1	Erster Wirbel	19, 20
Vo	Vomer	2, 3, 16, 19, 20
W	Dorso-medialer Wulst des Interoperculums	28
Z	Zunge	33
Zf	Bindegewebige Führung auf der Medialseite der Mandibel für die großen praemaxillaren Fangzähne	8
ZfEb3	Zähnchenfläche des Epibranchiale 3	29a
Zp	Oberflächliche Schicht des extramandi-	31

Ziffer	Erläuterungen	Abbildungen
1	Oberflächliche Schicht des extramandibulären Teiles des M. adductor mandibulae (A_1)	4, 5, 13, 16
1a	Portion $A_1\alpha$ des M. adductor mandibulae	33
1as	Insertionssehne von 1a	28, 33
1b	Portion $A_1\beta$ des M. adductor mandibulae	21, 22, 26 - 28, 33
2	Mittlere Schicht des extramandibulären Teiles des M. adductor mandibulae (A_2)	13, 28, 33
2s	Insertionssehne von 2	28
3	Tiefe Schicht des extramandibulären Teiles des M. adductor mandibulae (A_3)	13, 22, 28, 33
3s	Insertionssehne von 3 zum Meckelschen Knorpel	28
3s′	Insertionssehne von 3 zum Articulare, die mit 2s und 4s verwachsen ist	28
4	Intramandibulärer Teil des M. adductor mandibulae	8, 13, 28

Ziffer	Erläuterungen	Abbildungen
4s	Insertionssehne von 4 zum Symplecticum	28
5	M. levator arcus palatini	4, 8, 13, 16, 21, 33
6	M. dilatator operculi	4, 5, 8, 13, 16, 21, 33
7	M. intermandibularis	8, 28
8	M. adductor arcus palatini	5, 8, 13, 16, 22, 28
9a	M. adductor hyomandibularis	8, 21, 28, 33
9b	M. adductor operculi	8, 21, 28
10	M. levator operculi	4, 5, 8, 13, 16, 21, 28
11	M. hyohyoideus dorsalis	8, 9, 28
12	M. hyohyoideus ventralis	8, 16, 28, 33
12s	Insertionssehne von 12 zum Hypohyale	33
13	M. protractor hyoidei	16, 28, 33
14	M. levator arcus branchialis externus 1	15, 30
15	M. levator arcus branchialis externus 2	15, 30
16	M. levator arcus branchialis externus 3	15
17	M. levator arcus branchialis externus 4	15, 30
18	M. levator arcus branchialis internus anterior	15, 30
19	M. levator arcus branchialis internus posterior	15, 30
20	M. obliquus dorsalis superior 2	15
21	M. obliquus dorsalis superior 3	15, 30
22	M. obliquo-transversus 1	15, 30
23	M. obliquo-transversus 2	15, 30
24	M. transversus dorsalis (Dietz, 1914)	15, 30
25	M. transversus 5 (Dietz, 1914)	15, 30
26	M. retractor ossium pharyngealium	15, 30
27	M. adductor arcus branchialis 4	9, 14, 15, 30 - 32
28	M. obliquus dorsalis inferior 5 pars 1 (M. obliquus dorsalis posterior Vetter, 1878)	14, 31, 32
29	M. obliquus dorsalis inferior 5 pars 2 (M. interarcualis dorsalis 5)	14, 15, 30 - 32
30	M. obliquus ventralis 1	14, 32
31	M. obliquus ventralis 2	14, 32
32	M. obliquus ventralis 3	14, 32
33	M. obliquus ventralis 4 (Interarcualis III/IV Dietz, 1914)	14, 32
34	M. transversus ventralis 4	14, 31, 32
35	M. transversus ventralis 5	9, 14, 31, 32
36	M. pharyngo-clavicularis externus	9, 14, 31, 32
37	M. pharyngo-clavicularis internus	9, 14, 31, 32
38	M. pharyngo-arcualis	14
39	M. sternohyoideus	14, 16
39s	Insertionssehnen von 39 zu den Hypobranchialia 3	32
40	Schlundmuskulatur	9, 14, 15, 30 - 32
41	M. levator posterior arcus 4 (Dietz, 1914)	30
42	M. pharyngo-hyoideus	31, 32

Ziffer	Erläuterungen	Abbildungen
I	Ligamentum primordiale	4, 5, 13, 16, 22, 26, 28, 33
II	Lig. maxillo-mandibulare	5, 13, 16, 33
III	Lig. maxillo-mandibulare mediale	16, 33
IV	Dorsale Sehnenfläche zwischen den Praemaxillaria	4, 5
V	Sehnenfläche zwischen dem Maxillare und dem Nasale und Mesethmoid	4, 5
VI	Straffes Bindegewebe oberhalb der Praemaxillarsymphyse	4
VII	Sehnenfläche zwischen dem Maxillare und dem Lacrimale	4, 5
VIII	Sehnenstreifen am Rande der Orbita	4, 5
IX	Straffes Bindegewebe zwischen den Nasalia und dem Mesethmoid	4
Xa, Xb	Bindegewebige Polster	8
XI	Lig. vomero-palatinale mediale	8
XII	Bandscheibe zwischen dem Maxillarcondylus und der Vomer-Gelenkfacette	8, 22, 26, 27
XIII	Lig. lateroethmoidale palatinale	8, 13, 16
XIV	Lig. mesethmoideo-palatinale	13, 16
XV	Lig. vom Hypohyale zum Hypobranchiale 1	8, 9, 14, 31, 32
XVI	Lig. vom Hypobranchiale 1 zum Hypobranchiale 2	9, 14, 31, 32
XVII	Lig. vom Hypobranchiale 2 zum Hypobranchiale 3	9, 14, 31, 32
XVIII	Starke, sehnige Haut unter der schwarzen Außenhaut, vermutlich das Stratum compactum	2, 4
XIX	Lig. vom Glossohyale zum Hypohyale	9, 10, 16
XX	Lig. vom Urohyale zum Hypohyale	10, 28, 32
XXI	Sehnenstreifen, der die Fissura infraorbitalis verschließt	5, 13
XXII	Sehnige Hautfalte zwischen dem Praeoperculum und dem Kiemendeckel	5, 8, 13, 28, 33
XXIII	Sehnengewebe zwischen dem Hypobranchiale 3 und dem Knorpelzapfen des Basibranchiale 3	14
XXIV	Umgekehrt Y-förmige Sehne des M. sternohyoideus	14
XXV	Lig. (Baudelotsches Ligament) vom Supracleithrum zum Basioccipitale (Aphanopus) bzw. zum ersten Wirbel (Merluccius)	16, 20
XXVI	Lig. praeoperculo-mandibulare	5, 17a, c - e, 28, 33
XXVII	Lig. praemaxillo-maxillare mediale	8, 27
XXVIII	Lig. intermaxillare	8, 27
XXIX	Lig. quadrato-articulare	17a, b
XXX	Lig. quadrato-mandibulare laterale	17a - c, e, 33
XXXI	Lig. quadrato-mandibulare mediale	17a, b, d, f, 28
XXXII	Lig. interoperculo-mandibulare	17b - f, 28, 33

Ziffer	Erläuterungen	Abbildungen
XXXIII	Lig. praemaxillo-palatinale	21, 22, 26
XXXIV	Lig. mesethmoideo-maxillare	21, 22, 26
XXXV	Straffes Bindegewebe zwischen dem Nasale und dem Mesethmoid und Frontale	21, 22
XXXVI	Sehnengewebe der syndesmotischen Praemaxillarsymphyse	21, 22, 26, 27
XXXVII	Lig. rostro-maxillare dorsale	22, 26
XXXVIII	Gelenkpolster zwischen Praemaxillare und Maxillare	22, 26, 27
XXXIX	Lig. maxillo-nasale	26
XL	Lig. rostro-maxillare ventrale	26, 27
XLI	Lig. maxillo-palatinale	26, 27
XLII	Fibröse Verwachsung des Praemaxillare mit dem Rostralknorpel	26
XLIII	Lig. vomero-palatinale rostrale	28
XLIV	Lig. quadrato-mandibulare rostrale	28
XLV	Sehnenschar zwischen dem Praeoperculum und dem Interoperculum	28
XLVI	Lig. zwischen dem Suboperculum und dem Interoperculum	28
XLVII	Ligamentartige Aufhängung des Epibranchiale 1 an den Pharyngobranchialia 2 und 3	29a, b
XLVIII	Dorsale Ligg. interbranchialia	29a
XLIX	Lig. vom Hypohyale zum Basibranchiale 1	31, 32
L	Lig. vom Hypobranchiale 3 zum Urohyale	32

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hartmut Joppien
1 Berlin 37 (Zehlendorf)
Kleinaustraße 19

Lebenslauf

Am 1. 2. 1941 wurde ich, *Hartmut Ingo Joppien*, als zweiter Sohn des Flugfunkers *Kurt Joppien* und der Friseuse *Dora Joppien* geb. *Heller* in Berlin geboren. Nach achtjähriger Volksschulzeit — vom 1. 9. 1947 bis zum 3. 7. 1955 — im Ostberliner Teil meiner gespaltenen Vaterstadt besuchte ich ebenda — vom 1. 9. 1955 bis zum 6. 7. 1957 — das Berlinische Gymnasium zum Grauen Kloster, eine Schule altsprachlichen Zweiges.

Infolge der Verlegung meines Wohnsitzes nach Westberlin und der damit verbundenen Notwendigkeit, recht verschiedene Schulbildungswege aufeinander abzustimmen, besuchte ich — vom 27. 8. 1957 an — die Waldoberschule in Berlin-Charlottenburg, eine Schule mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweiges. Hier erwarb ich am 27. 2. 1961 das Reifezeugnis und in einer Sonderprüfung das Große Latinum.

Ab April 1961 absolvierte ich ein sechsmonatiges Baupraktikum und begann, im Wintersemester 1961/62 Bauingenieurwesen an der Technischen Universität Berlin zu studieren. Dieses Studium brach ich nach dem ersten Semester ab, um Biologie zu studieren.

Das Studium der Biologie nahm ich im Sommersemester 1962 an der Freien Universität Berlin auf. Im Mai des Jahres 1965 legte ich die Vordiplomprüfung in den Fächern Zoologie, Botanik, Chemie und Physik ab. Mit dem Studienziel der Promotion in den Fächern Zoologie, Botanik und Chemie begann ich im August 1966 mit meiner Dissertation unter der Anleitung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. *K. Günther*. Unterricht während meiner Studienzeit erfuhr ich im Fache Zoologie durch die Herren Professoren *Günther, Lüers, Ulrich* und *Urich*, im Fache Botanik durch die Herren Professoren *Eckardt* und *Reinert*, im Fache Chemie durch die Herren Professoren *Broser, Jahr* und *Manecke*. Wichtig war mir auch der Unterricht bei den Herren Professoren *Kühne* (Paläontologie) und *Richter* (Allgemeine Geologie, Erdgeschichte).